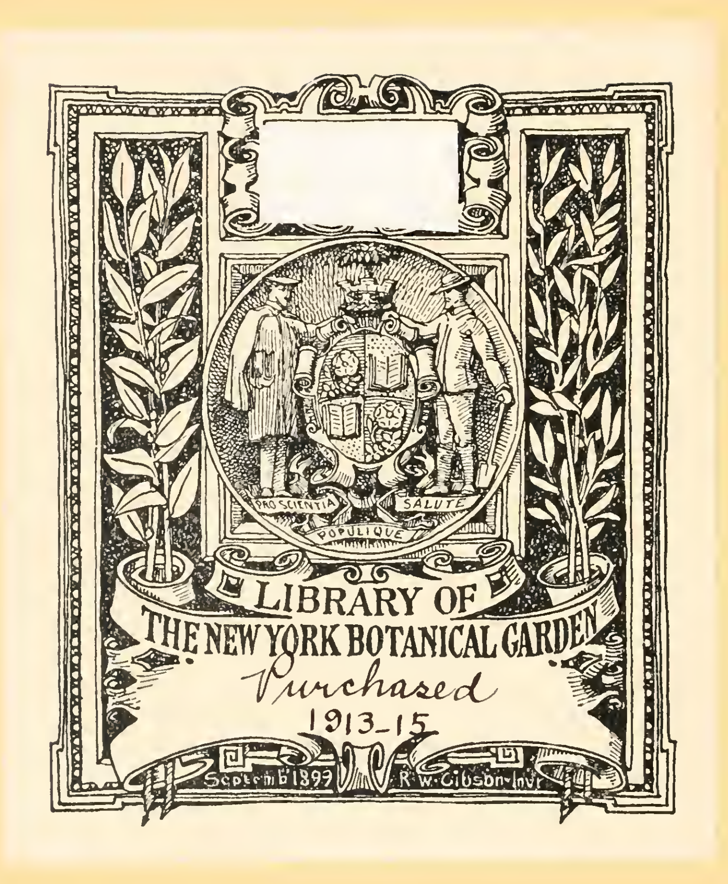



PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Purchased
1913-15
Septemb 1897
R. W. Gibson Inv

LE BOTANISTE

Directeur : M. P.-A. DANGEARD

Docteur ès sciences, lauréat de l'Institut

Chargé de Cours de Botanique a la Faculté des Sciences de Paris

SÉRIE XIII

Fascicules I-III

10 Juillet 1913

SOMMAIRE

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

16 francs pour la France. — **18** francs pour l'Etranger

DIRECTION : **12, rue Cuvier, PARIS**

LONDRES	BERLIN
DULAU & C°	FRIEDLANDER & SOHN
Soho Square, 37	*N. W. Carlstrasse, 11*

LE BOTANISTE

LE BOTANISTE

DIRECTEUR : M. P.-A. DANGEARD

DOCTEUR ÈS SCIENCES, LAURÉAT DE L'INSTITUT

CHARGÉ DE COURS DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

SÉRIE XIII

FASCICULES I-III

10 Juillet 1913

SOMMAIRE

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

16 francs pour la France. — **18** francs pour l'Etranger

DIRECTION : **12, rue Cuvier, PARIS**

LONDRES
DULAU & C°
Soho Square, 37

BERLIN
FRIEDLANDER & SOHN
N. W. Carlstrasse, 11

RECHERCHES

SUR LA

Reproduction des Mucorinées

ET DE

QUELQUES AUTRES THALLOPHYTES

INTRODUCTION

Le présent travail réunit les résultats de nos recherches sur la reproduction de quelques êtres inférieurs : Algues et Champignons. Il comprendra trois parties :

Les VAUCHERIES feront l'objet de la première. Elles nous offriront dans leurs reproductions sexuelle et asexuelle des types variés d'organes reproducteurs. L'absence d'individualisation des éléments reproducteurs est le trait le plus caractéristique de leurs appareils les plus évolués.

Nous le retrouverons dans les organes de la reproduction sexuelle des MUCORINÉES. Celles-ci nous occuperont plus longtemps. En raison de la pauvreté des connaissances des histologistes sur leurs zygospores, leurs sporanges et leurs conidiophores, nous leur avons consacré une assez longue étude ; elle constituera notre deuxième partie.

L'absence d'individualisation des gamètes s'accompagne, chez les Mucorinées, d'un retard dans leur copulation, et un retard analogue dirige l'évolution des appareils asexués qui de sporanges deviennent conidiophores.

Enfin ce double phénomène, retard dans la formation des éléments reproducteurs et souvent absence de leur dissociation, imprime aux appareils reproducteurs des CHAMPIGNONS SUPÉRIEURS une physionomie toute particulière sous les traits de laquelle il est parfois difficile de reconnaître les formes originelles. Quelques exemples de ces modes évolués de la reproduction sexuée et de la reproduction asexuée constitueront la troisième partie de cette étude.

Le lecteur entrevoit déjà les idées dominantes qui ont dirigé notre travail ; nous avons recherché dans quelques groupes de Thallophytes les principes qui ont présidé à l'évolution de leurs organes reproducteurs. Nous indiquerons dans un dernier chapitre, les résultats auxquels nous a conduit cette étude de l'évolution de la reproduction.

A maintes reprises, le lecteur rencontrera dans ce travail des idées soutenues depuis longtemps déjà par M. Dangeard. Les recherches de M. Dangeard sur la reproduction des êtres inférieurs ont orienté vers l'étude de la reproduction sexuelle des Champignons un nombre considérable de travaux ; comment l'élève aurait-il échappé à l'influence féconde que le maître a exercée sur les recherches poursuivies loin de lui par des travailleurs étrangers ? Je n'ai pas cherché à m'y soustraire la sachant bienfaisante.

J'exprime à M. Dangeard toute ma reconnaissance pour les nombreuses marques d'intérêt qu'il m'a témoignées.

Ma pensée reconnaissante se reporte aussi vers les diverses personnes qui depuis plusieurs années ont employé leur influence à assurer ma situation matérielle auprès de M. Dangeard.

PREMIÈRE PARTIE

VAUCHERIES

L'étude des organes reproducteurs des Vaucheries est des plus attrayantes par la diversité des types qu'ils réalisent ; certains ont conservé des caractères anciens, on croirait que le thalle qui les produit est celui d'une plante archaïque s'il ne portait auprès d'eux d'autres appareils reproducteurs manifestement évolués. De même que nos vieilles cathédrales, dont les siècles successifs ont édifié l'une après l'autre les diverses parties, offrent à l'historien de l'art les divers styles de leur architecture et lui permettent, par l'étude d'un seul édifice, de dire les règles qui ont présidé à leur évolution, de même les Vaucheries, grâce aux degrés différents de l'évolution de leurs divers organes reproducteurs, permettent d'écrire une partie étendue de l'histoire de leurs transformations. A ce point de vue leur étude constitue une excellente introduction à l'étude de l'évolution de la reproduction chez les Mucorinées et les Champignons supérieurs. Nos recherches ont porté surtout sur leurs organes reproducteurs femelles : les observations contradictoires auxquelles ils ont donné lieu rendent encore incertaines leur structure et l'interprétation qu'on en doit adopter. Mais pour bien comprendre les phénomènes qui s'y passent il est utile de rappeler rapidement ce qui est essentiel dans l'organisation d'une Vaucherie et particulièrement dans ses organes de reproduction asexuelle. Nous étudierons donc

successivement : le thalle, la reproduction asexuelle, la reproduction sexuelle.

A. — Le thalle.

On sait depuis Vaucher (1803) que les Vaucheries, qu'il désignait sous le nom d'Ectospermes, sont des Algues vertes filamenteuses, non cloisonnées. Les recherches de Schmitz (1879), Strasburger (1880), Berthold (1886), puis de Oltmanns (1895), Golenkin (1899[1]), Behrens (1890), Davis (1904), Heidinger (1908), Arnoldi (1908), enfin de von Kurssanow (1911), nous ont appris que leur protoplasme renferme, parmi des leucites verts, de nombreux noyaux ; ceux-ci se divisent par mitose tous à la fois dans une même région du thalle. Nous-même (Moreau, 1911[3]) avons décrit un organe nouveau du thalle des Vaucheries : dans plusieurs espèces nous avons trouvé dans le protoplasme, et assez souvent accolés aux chloroleucites, des éléments chromatiques extranucléaires de dimensions réduites (1). Punctiformes au repos, ils s'allongent parfois prenant la forme d'haltères rappelant des noyaux en amitose. Ce processus de division donne à ces organes un certain intérêt : il en fait des éléments vivants assurant par leur multiplication leur présence constante dans le thalle (Pl. I, fig. 1). Nous renvoyons à la note que nous leur avons consacrée pour la discussion de la signification qu'il convient de leur attribuer ; elle est encore fort incertaine.

Nadson et Brullowa (1908) ont fait connaître chez les Vaucheries des éléments analogues qu'ils ont considérés comme des corpuscules métachromatiques.

(1) La technique employée est la suivante : les coupes minces de Vaucheries, après inclusion dans la paraffine, sont traitées par la triple coloration de Flemming ; on regresse avec l'alcool chlorhydrique un peu plus qu'il conviendrait de le faire pour obtenir de beaux noyaux.

Dans un travail récent (1913 [1]), Mlle Moreau a décrit des corpuscules métachromatiques bien caractérisés chez les Vaucheries ; la confusion de ces substances de réserve avec nos éléments chromatiques n'est pas possible. Nos éléments chromatiques appellent de nouvelles recherches ; il conviendra, en particulier, de les retrouver dans les spores ciliées afin de les identifier s'il y a lieu avec des blépharoplastes.

B. — La reproduction asexuelle.

La spore se sépare, comme on le sait depuis longtemps (Vaucher, 1803 ; Trentepohl, 1814 ; Unger, 1843), de l'extrémité d'un filament par une cloison ; cette spore est ciliée et ce n'a pas été l'un des moindres étonnements des premiers observateurs (Unger, 1843) que de la voir quitter le filament qui lui avait donné naissance et, par des mouvements autonomes, aller former ailleurs un nouveau filament.

L'étude histologique (Schmitz, 1879 ; Strasburger, 1880 ; Berthold, 1886) a montré que cette spore n'est pas comparable aux zoospores simples, uninucléées, de la plupart des Algues. On y trouve un grand nombre de noyaux situés sous la membrane et en relation chacun avec un blépharoplaste et une paire de cils. Schmitz l'appelle une « synzoospore », exprimant ainsi qu'elle est un groupe de spores non séparées. Il est également suggestif de l'appeler un sporange ; c'est un sporange dont les spores ne se sont pas individualisées.

La même structure se rencontre d'ailleurs dans d'autres êtres cénocytiques, par exemple dans le sporange de l'*Ancylistes* ou celui du *Rhabdium* (Dangeard, 1903 ; 1903 à 1906) ; ce dernier offre même un passage entre le sporange typique et le sporange non dissocié : il présente un cloisonnement éphémère qui est l'ébauche d'une sporulation.

Chez les Vaucheries l'absence de dissociation des spores est complète ; nous retenons ce fait comme l'un des enseignements les plus importants de l'étude de la reproduction asexuelle de ces Algues ; il nous permettra de comprendre la structure de leurs organes reproducteurs femelles. Des rapports étroits existent en effet entre la reproduction asexuée et la reproduction sexuée ; ils attestent l'homologie des sporanges et des gamétanges.

C. — La reproduction sexuelle.

Nul ne doutera de la ressemblance profonde de ces deux organes, sporange et gamétange, après avoir considéré l'anthéridie des Vaucheries. Pringsheim (1855), de Bary (1856), puis les histologistes déjà cités, ont fait connaître sa structure : un sac multinucléé, né comme un diverticule du thalle, dans lequel se forment les gamètes mâles, mobiles, ciliés et uninucléés, tout l'aspect d'un sporange ne serait-ce l'inaptitude au développement des éléments reproducteurs qu'il renferme.

On peut considérer l'anthéridie des Vaucheries comme le type d'un gamétange fort peu évolué aux caractères d'un sporange.

Par contre, l'oogone est un organe relativement très évolué. Il naît, comme l'anthéridie, sous la forme d'un diverticule du thalle et, comme elle, il est au début plurinucléé (Schmitz, 1879 ; Behrens, 1890 ; Klebahn, 1892 ; Oltmanns, 1895 ; Davis, 1904 ; Heidinger, 1908). On n'en voit sortir aucun gamète, c'est l'oogone entier qui est l'objet d'une fécondation par un anthérozoïde ; à ce moment il est devenu uninucléé. Les avis diffèrent sur la façon dont s'opère la transformation de la condition multinucléée en la condition uninucléée.

Behrens (1890) avait pensé que tous les noyaux de l'oogone se fusionnent en un seul.

Oltmanns (1895) a décrit une migration des noyaux de l'oogone qui, sauf un, font retour au filament. Cette manière de voir a été soutenue depuis par Heidinger (1908).

Enfin, Davis (1904) soutient que l'oogone renferme encore plusieurs noyaux alors que la cloison qui le sépare du thalle est déjà formée. L'état uninucléé est atteint grâce à la dégénérescence qui frappe les noyaux à l'exclusion d'un seul.

L'opinion de Behrens est aujourd'hui abandonnée. Restent donc en présence l'opinion d'Oltmanns et d'Heidinger, et celle de Davis.

C'est pour nous faire une opinion sur les manières de voir de ces auteurs que nous avons entrepris des recherches personnelles sur la question.

Nous avons eu à notre disposition une espèce de Vaucherie (1) voisine de *Vaucheria uncinata* Ktz. (Rabenhorst, 1868, p. 271). Nous avons porté plus particulièrement notre attention sur l'oogone, mais nous indiquerons les observations que nous avons éventuellement faites sur l'anthéridie.

Nos colorations (2) ont été faites sur filaments entiers.

(1) L'espèce de *Vaucheria* dont nous avons fait l'étude histologique des oogones nous a paru devoir être rapportée à *V. uncinata*. C'est en tout cas une forme très voisine. Elle a été récoltée dans un fossé à Villeperdue (Indre-et-Loire) au mois d'avril 1912 et à cette époque elle était en fructification.

(2) Nous avons employé l'hématoxyline selon la méthode de Heidenhain. Nous avons obtenu l'adhérence des filaments aux lames en utilisant une méthode qui nous a été communiquée par le cytologiste danois O. Winge: Les filaments, après fixation, sont étendus sur une lame puis déshydratés, recouverts ensuite d'une goutte de collodion étendu d'alcool. L'éther et l'alcool s'évaporent et le collodion fixe l'algue à la lame. On peut alors traiter celle-ci comme on traite une préparation sur laquelle des coupes ont été collées.

L'emploi de la méthode de Winge est indiqué toutes les fois qu'il y a lieu de colorer de petits objets sans faire de coupes. Elle nous a souvent fourni de bons résultats.

Les erreurs des auteurs et la raison de leurs divergences résultent de ce qu'ils ne se sont pas orientés dans leurs coupes ; ils ont pris pour des oogones des coupes de filaments. En colorant des filaments entiers nous avons éliminé cette chance d'erreur ; par contre il nous était interdit d'étudier par cette méthode les oogones un peu âgés. Dès que l'épaisseur de la membrane de l'oogone devenait un peu grande elle devenait opaque, ce qui empêchait l'observation de l'intérieur de l'oogone.

La figure 2, planche I, montre l'anthéridie et l'oogone au moment où, venant de se former, ils laissent déjà reconnaître leur forme définitive.

Le filament sur lequel ils prennent naissance renferme un protoplasme assez lâche avec des noyaux petits, nombreux, situés près de la membrane. Un diverticule porte l'oogone à son extrémité et donne naissance latéralement à l'anthéridie. Celle-ci a déjà la forme recourbée qu'elle conservera jusqu'à la fin ; mais aucune cloison ne sépare encore la partie fertile de la partie stérile. Le protoplasme n'y est pas très abondant et les noyaux y sont nombreux, surtout à l'extrémité ; ils ont dans cette région un caractère particulier ; ils sont allongés et présentent souvent un nucléole excentrique ; ils paraissent vésiculaires.

Dans le jeune oogone le protoplasme est plus riche ; il a une structure réticulée-alvéolaire et renferme dans toute son étendue de nombreux noyaux petits, ronds, à nucléole central. Il communique encore librement avec le thalle.

Au stade suivant (Pl. I, fig. 3) l'anthéridie a isolé par une cloison sa partie fertile. L'oogone à ce même moment n'est pas encore isolé du thalle ; son développement se fait en général moins vite que celui de l'anthéridie.

Des modifications sont intervenues dans la structure de l'oogone. Sa paroi présente l'indication de ce qui sera plus tard le bec ; c'est une trace circulaire où la paroi restera mince. Le protoplasma n'a pas changé de structure, il ren-

ferme encore un grand nombre de noyaux, mais le centre de l'oogone est occupé par une grande vacuole.

Plus tard (Pl. I, fig. 4) une cloison se forme qui sépare du thalle le contenu de l'oogone. A ce moment l'oogone renferme encore un grand nombre de noyaux. Le protoplasme réticulé-alvéolaire présente des mailles lâches et fines ; en son centre est une grande vacuole. Le retour des noyaux dans le thalle n'est pas possible à cause de la cloison nouvellement formée. L'oogone, immédiatement après sa séparation du thalle, est plurinucléé.

Cette structure n'est pas définitive. On trouve bientôt dans l'oogone des noyaux de diverses tailles ; la plupart sont des noyaux qui dégénèrent ; on observe toutes les phases de la dégénérescence. Un noyau privilégié voit croître ses dimensions (Pl. I, fig. 5). Il reste bientôt presque le seul noyau reconnaissable (Pl. II, fig. 1,2), les autres n'étant plus représentés que par des corpuscules punctiformes visibles quelque temps encore dans les trabécules du protoplasma.

Nos observations sur l'oogone de *Vaucheria uncinata* établissent donc que, jeune, cet organe communique librement avec le thalle et renferme comme celui-ci un grand nombre de noyaux. Plus tard il se forme à sa base une cloison qui le sépare du filament. Ainsi limité par cette cloison l'oogone renferme de multiples noyaux. Nous n'avons observé aucune migration de ces noyaux et tout phénomène de retour dans le filament est rendu impossible par la formation de la cloison basilaire. Tous les noyaux de l'oogone n'ont pas la même destinée : un seul subsiste dans l'oogone âgé, les autres dégénèrent.

Comme nous le voyons, l'oogone se présente sous la forme d'un organe qui lorsqu'il est jeune est tout à fait comparable à une anthéridie. Ce sont des gamétanges : les noyaux qu'ils renferment représentent autant de gamètes. Mais alors que les gamètes s'individualisent dans l'anthéridie, lors de la formation des anthérozoïdes, ils manquent

de le faire dans le gamétange femelle. Un seul noyau subsiste, privilégié, grâce à la dégénérescence des autres ; il sera fécondé par le spermatozoïde unique que recevra l'oogone.

Il est vraisemblable que les ancêtres des Vaucheries avaient des gamétanges femelles semblables aux gamétanges mâles où aucun gamète n'était sacrifié. Une étude d'ensemble des Siphonées fera sans doute connaître dans cette famille des stades intermédiaires de l'évolution du gamétange dont l'oogone nous offre le terme ultime.

L'évolution du gamétange s'est faite chez les Vaucheries parallèlement à celle du sporange. En même temps que celui-ci a cessé de dissocier ses spores, le gamétange femelle a manqué de dissocier ses gamètes ; tous, sauf un, ont été sacrifiés au profit du gamète privilégié. Nous rencontrerons des phénomènes tout à fait comparables dans la suite de ce travail.

L'absence de dissociation des éléments reproducteurs dans le sporange ou dans l'oogone, que nous considérons comme un caractère d'évolution, la structure de la jeune anthéridie sont des dispositions qui facilitent le retour de ces organes à l'état végétatif.

Campbell (1886), Reinsch (1887), Hick (1890), Nichols (1895), Desroche (1910[2]) ont décrit la transformation du jeune oogone de plusieurs espèces de Vaucheries en un filament. Nous-même avons observé (1) de nombreux cas d'avortement d'oogones et d'anthéridies chez *V. geminata* et *V. hamata* et leur remplacement soit par un filament végétatif, soit par une ou plusieurs anthéridies (Pl. II, fig. 3), soit par une nouvelle fructification (Pl. II, fig. 5). Dans une culture renfermant à la fois *V. geminata* et *V. hamata* nous avons même observé fréquemment des cas où un gamétange

(1) Ces observations déjà anciennes ont été faites sur des Vaucheries récoltées dans les environs de Poitiers au mois de février 1908 ; après un court séjour au laboratoire elles ont fructifié et leurs fructifications ont donné lieu aux anomalies que nous décrivons.

de *V. geminata* était remplacé, non par la fructification typique de *V. geminata*, mais par une fructification de *V. hamata* (Pl. II, fig. 8) ; nous avons également vu le cas inverse (Pl. II, fig. 6, 9). Les deux sortes de fructifications pouvaient aussi être portées séparément sur le même thalle (Pl. II, fig. 10). La combinaison de ces divers cas peut aussi donner naissance à des appareils compliqués (Pl. II, fig. 4).

La coexistence des fructifications de *V. geminata* et de *V. terrestris*, a conduit Desroche (1910[1]) à considérer que ces deux espèces sont en réalité deux formes d'adaptation d'une même espèce au milieu aquatique ou au milieu aérien ; la coexistence des fructifications de deux Vaucheries également aquatiques, *V. geminata* et *V. hamata*, ne parle pas en faveur de cette explication. Nous croirions plutôt à des phénomènes d'hybridité. Il y a là un sujet intéressant de recherches expérimentales.

Quoi qu'il en soit, nous constatons que dans certains cas les gamétanges des Vaucheries peuvent faire retour à l'état végétatif. Ce retour n'est souvent pas complet, il est souvent suivi d'une formation tardive de nouveaux appareils reproducteurs. Nous retiendrons ce retard possible de la formation d'organes reproducteurs fonctionnels qui entraîne un retard dans la fécondation, car nous rencontrerons plus tard des êtres chez lesquels la fécondation ne se fait jamais dans les gamétanges primitifs, mais est toujours retardée. A ce point de vue, l'étude des Vaucheries renferme encore un bon enseignement.

En résumé, les connaissances que nous avons acquises au cours de l'étude des Vaucheries font de ces Algues des êtres intéressants pour l'étude de l'évolution de la reproduction.

Leur « spore » est un organe évolué : c'est en réalité un sporange aux spores non dissociées.

L'anthéridie offre au contraire des caractères archaïques; elle rappelle un sporange primitif et elle aide à comprendre la structure de l'oogone.

Celui-ci est un gamétange évolué : des phénomènes de dégénérescence interviennent qui ne respectent qu'un gamète privilégié.

Entre ces trois organes homologues, sporange, anthéridie, oogone, l'évolution a fait un choix ; elle a atteint deux d'entre eux, négligeant le troisième. Des transformations analogues ont modifié à la fois le sporange et le gamétange femelle, laissant inaltérés les caractères archaïques du gamétange mâle.

Nous retrouverons, chez les Mucorinées, des modifications des gamétanges tout à fait comparables aux précédentes et nous les suivrons jusqu'au terme ultime de leur évolution chez les Champignons supérieurs ; c'est alors que nous nous souviendrons du retard apporté dans la fécondation, retard accidentel chez les Vaucheries mais qui, chez les Champignons supérieurs, est devenu la règle.

DEUXIÈME PARTIE

MUCORINÉES

Un très grand nombre de travaux ont fait connaître les caractères et la biologie de nombreuses espèces de Mucorinées ; ils ont indiqué les conditions de leur culture, les ont classées et ont marqué les limites du polymorphisme de leurs fructifications. Un petit nombre d'auteurs seulement ont abordé l'étude intime de ces Champignons en mettant à profit les ressources de la technique histologique ; la pénurie des observations, souvent discordantes, des histologistes nous a engagé depuis plusieurs années à porter nos efforts de ce côté ; le résultat de nos recherches sera consigné dans la deuxième partie de ce travail.

Nous abordons l'étude d'êtres qui sont à première vue notablement différents de ceux qui nous ont occupés jusqu'ici, cependant les cryptogamistes depuis longtemps ont reconnu des ressemblances entre les Algues Siphonées, auxquelles se rapportent les Vaucheries, et les Champignons Siphomycètes qui comprennent les Mucorinées. Nous aurons à rechercher jusqu'à quel point elles se poursuivent dans la structure profonde de ces êtres et dans quelle mesure sont justifiées les relations de parenté qu'ont affirmées les biologistes entre les Algues Siphonées et les Champignons Siphomycètes.

Comme dans la première partie, nous étudierons d'abord

le thalle qui donne sa structure aux organes de la reproduction sexuée et de la reproduction asexuée (Ch. I).

Nous étudierons ensuite les divers types de la reproduction asexuelle dans plusieurs espèces de Mucorinées et nous chercherons à établir une filiation dans leurs différentes modalités (Ch. II).

Puis viendra l'étude de la reproduction sexuelle dont nous suivrons l'évolution à l'intérieur de la famille des Mucorinées (Ch. III).

Nous consacrerons un chapitre spécial (Ch. IV) à l'étude de l'histoire nucléaire des Mucorinées considérée dans ses relations avec la sexualité.

Enfin nous extrairons des chapitres précédents les données susceptibles d'éclairer la question des affinités des Mucorinées (Ch. V).

CHAPITRE PREMIER

LE THALLE.

On connaît depuis longtemps chez les Mucorinées la structure généralement continue du thalle ; on sait également qu'il peut séparer, soit à l'extrémité de ses ramifications, soit sur leur trajet, des *chlamydospores* ayant chacune la valeur d'une bouture. Il peut, dans certaines conditions, particulièrement dans les milieux sucrés et en l'absence d'air, prendre la forme des *levures* dont il partage alors parfois les fonctions de fermentation. Fort rarement ce thalle forme des appareils massifs : l'intrication des filaments n'a guère lieu qu'autour des sporangiophores anormaux du *Rhizopus nigricans* (Lendner, 1908 [3]) et des zygospores des *Mortierella* (Brefeld, 1881) ; des passages entre cette forme intriquée et la forme simple sont réalisés dans les fulcres qui accompagnent les zygospores d'un certain nombre d'espèces (*Phycomyces, Absidia*) ; de véritables sclérotes n'ont été signalés (Guéguen, 1909 [3]) que chez *Mucor Sphærocarpus.*

Le thalle conserve donc toujours une grande simplicité.

Son contenu protoplasmique, animé de mouvements faciles à étudier, a donné lieu de la part de Matruchot (1896, 1898 [1], [2], [3], 1899, 1900) à des recherches auxquelles une méthode originale de coloration donne une partie de leur

intérêt. Matruchot cultive à la fois une Mucorinée et un organisme producteur de pigment ; il observe la fixation du pigment sur certaines parties du protoplasme de la Mucorinée.

Nous avons eu l'occasion de reprendre les observations de Matruchot : une culture double d'une Bactérie chromogène, productrice d'un pigment rouge, et de *Rhizopus nigricans* nous a permis d'observer chez ce dernier la coloration de cordons protoplasmiques allongés parallèlement à l'axe du filament, parfois bifurqués, et parsemés de granulations rouges.

Celles-ci ont été observées abondantes à l'extrémité du thalle, dans les régions toutes jeunes et en voie de croissance dans lesquelles les cordons protoplasmiques font défaut.

Les granulations rouges n'ont jamais la structure d'un noyau et nous paraissent être des dépôts de la matière colorante.

La technique de Matruchot conduit donc à attribuer au protoplasma du *Rhizopus nigricans* la même structure qu'à celui de *Mortierella reticulata*.

Le thalle renferme dans son protoplasme, avec des noyaux, des substances de réserve et des éléments figurés qu'il est utile de connaître pour éviter de les confondre avec des noyaux comme l'ont fait souvent les histologistes. On y trouve d'abord de l'huile dont la présence oblige parfois à substituer aux fixateurs osmiques qu'elle réduit des fixateurs osmiques faibles ou des fixateurs sans acide osmique.

La mucorine paraît être une substance de réserve propre aux Mucorinées ; elle revêt souvent l'aspect d'un cristalloïde prenant la safranine ; elle est facilement reconnaissable quand elle a des facettes planes, mais parfois ses angles s'arrondissent, elle peut alors être confondue avec un noyau imparfaitement coloré.

La technique suivante permet dans ce cas de la caracté-

riser : une double coloration à la safranine-toluidine colore en bleu les noyaux alors que la mucorine est colorée en rouge.

Enfin une cause d'erreur pour l'histologiste est la présence de corpuscules métachromatiques (Guéguen, 1909 [1], [2]) ; ceux-ci sont parfois fort nombreux ; on les reconnaîtra, à défaut des réactifs qui leur sont propres, à la diversité de leur taille et à leur aspect réfringent ; ils offrent souvent sur les bords une région plus colorée qui forme autour d'eux soit un anneau complet soit un simple croissant.

Outre les divers éléments signalés ci-dessus, le protoplasme des Mucorinées renferme des noyaux (1) sur lesquels nous nous étendrons longuement.

Tous les auteurs (Schmitz, 1879 ; Vuillemin, 1887 ; von Istvanfii, 1889, 1895 ; de Wèvre, 1891 ; Dangeard et Léger, 1894 [1], [2] ; Léger, 1895 [1], [2], 1896 ; Harper, 1899 [2] ; Grüber, 1901, 1911 ; Henckel, 1905-1906 ; Dangeard, 1906 ; Lendner, 1908 [2], [3] ; Guéguen, 1909 [1], [2] ; Moreau, 1911[1] ; Mc Cormick, 1912) ont reconnu l'existence générale des noyaux chez les Mucorinées dans le thalle desquelles ils sont réunis en grand nombre.

Nous avons nous-même constaté l'existence de nombreux

(1) Dans l'étude des noyaux du thalle des Mucorinées, des noyaux de leurs sporanges, conidiophores et zygospores ainsi que dans l'étude des Champignons supérieurs, nous avons employé les mêmes techniques. Nous les indiquons une fois pour toutes :

Les Champignons sont fixés au Flemming (solution faible) ou à l'un des fixateurs chromiques avec ou sans acide osmique selon les formules indiquées par Chamberlain (1905), spécialement au liquide de Merkel et à celui de Schaffner. Ils sont, après inclusion dans la paraffine, débités en coupes minces, collés sur lames et traités par la triple coloration de Flemming ou par l'hématoxyline au fer de Heidenhain. L'emploi de cette dernière méthode a parfois été précédé d'une fixation à l'alcool absolu.

Pour l'étude des corpuscules métachromatiques, nous avons fixé à l'alcool ou au picro-formol, puis coloré au bleu polychrome de Unna et regressé à la glycerinethermischung ; ces opérations ont été faites généralement sur un matériel débité en coupes minces.

noyaux dans le thalle de toutes les Mucorinées dont nous avons entrepris l'étude histologique (Pl. III, fig. 1-2).

Les chlamydospores de *Zygorhynchus Moelleri*, *Z. Bernardi*, etc., nous ont également fourni de nombreux noyaux (Pl. III, fig. 4). Comme nous ne reviendrons pas sur ces organes, disons que nous n'y avons jamais rencontré les fusions de noyaux signalées par Henckel (1905-1906).

La structure cénocytique est la règle dans l'appareil végétatif des Mucorinées tout comme dans celui des Vaucheries.

Les noyaux de la plupart des Mucorinées sont généralement d'assez petite taille ; leur grandeur ordinaire est de 1, 2 ou 3 μ. Ce n'est que dans des cas exceptionnels qu'ils atteignent une taille plus élevée : *Chætostylum Fresenii* (Pl. III, fig. 2), est à ce point de vue une espèce privilégiée où les noyaux atteignent 10 μ de diamètre. Leur taille n'est d'ailleurs pas toujours la même dans une même espèce et dans une même région du thalle. A côté des noyaux géants de l'espèce précédente on trouve des noyaux beaucoup plus petits de 3 μ de diamètre.

Un noyau du thalle d'une Mucorinée se présente généralement sous la forme d'un corps sphérique, pourvu d'une membrane nucléaire, renfermant dans son nucléoplasme un nucléole central, excentrique ou latéral. Nous avons trouvé dans la même région d'un même filament des nucléoles dans ces trois situations (Moreau, 1911[1]).

Parfois, dans des filaments âgés, le noyau se présente avec un nucléole arrondi et une masse chromatique moins colorée que le nucléole, plus grosse, située près de lui, parfois allongée dans le sens des mouvements du protoplasma ; nous rencontrerons d'autres exemples de cette plasticité du noyau.

Nous avons observé dans plusieurs espèces (*Mucor sylvaticus*, *Zygorhynchus Moelleri*, *Chætostylum Fresenii*) l'existence d'un centrosome (Pl. III, fig. 2-5-6). C'est un corpuscule chromatique situé le plus souvent au contact de la

membrane nucléaire, parfois à quelque distance d'elle, mais toujours à l'extérieur. La situation intranucléaire ou extranucléaire du centrosome ayant parfois été discutée, en particulier chez les Champignons, nous insistons sur sa condition nettement extranucléaire que nous avons plusieurs fois observée avec la plus grande certitude.

Cette structure du noyau des Mucorinées a été observée par nous des milliers et des milliers de fois : ce témoignage ne sera pas inutile quand nous aurons à réfuter plus tard les conclusions de Lendner (1908 [3]) sur la cytologie du *Sporodinia grandis* où, selon lui, la structure des noyaux rappelle celle des dikaryons de R. Maire (1912).

Nous avons observé la division du noyau dans le thalle des Mucorinées ; elle se fait par voie directe ou amitotique et par voie indirecte ou mitotique.

Un noyau en voie d'amitose se présente sous la forme ordinaire d'une haltère dont les extrémités renflées s'éloignent au fur et à mesure que s'amincit le filet grêle qui les réunit. La figure 3, planche III, illustre les divers stades de cette division chez *Zygorhynchus Moelleri ;* nous les avons également observés chez *Circinella conica, Zygorhynchus Vuilleminii.*

La division directe se présente donc sous les aspects qui caractérisent une *diaspase* (Wasielewski, 1904).

Les figures de mitose sont plus difficiles à observer ; nous les avons pourtant rencontrées à plusieurs reprises chez *Mucor sylvaticus, M. hemalis, Phycomyces nitens, Zygorhynchus Moelleri ;* elles présentent les mêmes caractères chez toutes les Mucorinées ; il nous suffira de les décrire chez *Mucor sylvaticus.*

Au début de la division le centrosome se divise en deux (Pl. III, fig. 7), le nucléole et la membrane nucléaire disparaissent. Le stade de la plaque équatoriale (Pl. II, fig. 9) montre un fuseau étroit, long de 7 μ, présentant un centrosome à chacune de ses extrémités : en son milieu se

trouvent deux chromosomes. Chacun d'eux se dédouble et un stade ultérieur (Pl. II, fig. 10-11) montre quatre chromosomes se dirigeant deux par deux vers les centrosomes. Chaque paire contribue à la constitution d'un nouveau noyau. (Pl. II, fig. 12-13-14).

Des phénomènes identiques ont lieu pendant la division du noyau chez plusieurs autres Mucorinées, en particulier chez celles qui nous ont fourni les figures 15 à 26, planche III.

La division indirecte du noyau chez les Mucorinées se présente donc sous les traits d'une karyokinèse caractérisée par la présence d'un fuseau, de deux centrosomes, de deux chromosomes, et par l'absence de nucléole et de membrane nucléaire.

Avant nous, Lendner (1908 [3]) a écrit que le noyau des Mucorinées renferme deux chromosomes ; cette observation ayant été faite chez le *Sporodinia grandis* sur un élément *qui n'est pas un noyau*, ainsi que nous le verrons plus loin, nous nous croyons autorisé à réclamer pour nous la priorité de la découverte des deux chromosomes dans le noyau des Mucorinées.

Avec les caractères que nous venons de lui reconnaître, la division du noyau chez les Mucorinées présente une physionomie spéciale parmi les modes de division qui ont été décrits chez les Champignons. En général, le nucléole persiste pendant la division (Harper, 1895, 1896, 1899 [1], [2], 1905 ; Stevens, 1899 ; Maire, 1902 ; Stevens F. L. et Stevens A. C. 1903 ; Davis, 1903 ; Dangeard, 1906 ; Olive, 1906) ; ici il disparaît de bonne heure. D'autre part, l'absence de membrane nucléaire est un caractère commun à la division chez les Mucorinées et au type de mitoses que réalisent les *Ancylistes* (Dangeard, 1903, 1906), les Urédinées (Dangeard et Sappin-Trouffy, 1895 ; Mme Moreau, 1913 [2]) et les Basidiomycètes (Maire, 1902) ; il éloigne au contraire les Mucorinées des Ascomycètes et de la plupart des Siphomycètes.

Il est intéressant au point de vue de la recherche des facteurs qui déterminent la division du noyau de noter la simultanéité avec laquelle s'accomplit ce phénomène dans le mycélium des Mucorinées : dans une même région du thalle la plupart des noyaux offrent des figures de karyokinèse comme si tous à la fois avaient reçu du protoplasme la même impulsion.

Le phénomène a été observé bien des fois chez des êtres divers ; il nous suffira de rappeler le cas des Vampyrelles, celui du sac embryonnaire des Phanérogames, celui des jeunes filaments de *Cladophora*, les ondes de division qu'on a signalées chez les Vaucheries et dans le latex des racines d'*Euphorbia*, les mitoses conjuguées des *Arcella* et autres Diplozoaires, les divisions de l'anthéridie de *Sphæroplea*, du sporange de l'*Hydrodictyon*, de l'anthéridie et de l'oogone de l'*Ancylistes* et des Péronosporées. Nous en retrouverons d'autres exemples au cours de ce travail.

Les mitoses conjuguées des Urédinées se rapportent au même phénomène ; il n'est pas besoin de considérer l'ensemble des deux noyaux de leur tronçon binucléé comme une unité biologique (dikaryon) pour expliquer la simultanéité de leur division.

En résumé, le trait le plus essentiel de l'organisation intime du thalle d'une Mucorinée est la condition cénocytique. De nombreux noyaux, dont nous avons analysé la structure à l'état de repos et aux divers stades de leur division, directe et indirecte, se rencontrent dans le protoplasma.

Cette structure est également celle de la plupart des Champignons inférieurs (Saprolégniées, Péronosporées, la plupart des Chytridinées) et nous serions tenté de la considérer comme primitive, si ce dernier groupe ne renfermait des représentants uninucléés possédant la structure probable de l'ancêtre commun à tous les Champignons inférieurs à structure cénocytique. Quoi qu'il en soit, celle-ci

est générale dans le thalle des Mucorinées et elle se retrouve dans les organes reproducteurs sexués et asexués. C'est en effet dans des cas rares et dans des circonstances exceptionnelles que les Mucorinées reviennent à la simplicité de structure de leurs ancêtres éloignés.

CHAPITRE II

LA REPRODUCTION ASEXUELLE.

Parmi les modes de reproduction des Mucorinées indépendants de la reproduction sexuelle nous distinguerons d'abord ceux qui ne sont qu'une simple multiplication, comparable à la formation d'une bouture, réalisés dans la production des *chlamydospores* et des *oïdies* ; nous leur opposerons ceux qui aboutissent à la formation des organes disséminateurs désignés sous le nom de *spores*. Nous n'avons pas eu l'occasion d'étudier les formes productrices de *stylospores* et la question reste posée de savoir si ces organes doivent être interprétés comme des sporanges arrêtés dans leur développement. Aussi les spores proprement dites feront seules l'objet de ce chapitre.

Ces organes offrent chez les Champignons une double manière d'être : les unes sont endogènes ; elles prennent naissance à l'intérieur d'un sporange ou sporocyste. Elles sont surtout répandues chez les Champignons inférieurs, et leur forme la plus primitive est réalisée chez les Champignons aquatiques — Chytridinées, Saprolégniées — où elles se présentent comme des éléments mobiles, pourvus de cils, adaptés à la vie dans l'eau.

Chez les Champignons qui ont quitté le milieu aquatique — Mucorinées, Champignons supérieurs — les cils ont

disparu et les spores sont immobiles. Ce genre de spores, nées dans des sporanges, est très peu répandu chez les Champignons supérieurs où par contre domine une autre forme de spores, les spores exogènes plus spécialement nommées conidies. Celles-ci sont portées à la surface des filaments, parfois en grand nombre sur des organes renflés et souvent par l'intermédiaire de cellules spéciales ; ces différentes dispositions apparaissent comme l'expression de l'adaptation de ces éléments à la dissémination dans le milieu aérien.

En même temps que les Champignons quittaient le milieu aquatique leurs spores, nées dans des sporanges et munies de cils, perdaient leur mobilité. Les plus évolués des Champignons adaptés à la vie aérienne assurent leur dissémination par des spores externes ou conidies. Les spores externes apparaissent donc dans l'évolution postérieurement aux spores internes ; nous aurons à rechercher quels sont les liens qui unissent ces deux sortes de spores.

Elles se présentent le plus souvent, lorsqu'elles sont isolées, sous les mêmes aspects, mais la comparaison des organes qui les produisent — sporanges pour les spores internes, conidiophores pour les spores externes — nous fournira d'utiles enseignements pour rechercher leurs rapports de parenté.

Les Mucorinées se prêtent à cette étude : les unes ont des sporanges, les autres des conidiophores

La présence de sporanges a d'abord été considérée comme générale chez les Mucorinées et longtemps on les a considérés comme l'élément essentiel de l'homogénéité de ces Champignons. On connaît aujourd'hui des Mucorinées certainement conidiennes et la ressemblance de leurs fructifications avec certaines fructifications des Champignons supérieurs est *l'un des meilleurs arguments* que cette étude de la reproduction apportera à la théorie du monophylétisme des Champignons.

Nous ferons donc l'étude histologique de quelques Mucorinées productrices de sporanges (*A*) ; puis nous étudierons quelques Mucorinées pourvues de conidiophores (*B*) ; enfin nous consacrerons une mention spéciale à quelques Mucorinées dont la condition endogène ou exogène des spores est encore controversée (*C*).

Nous chercherons à disposer ces divers types de fructification suivant des séries dont les différents termes représenteront les stades successifs de l'évolution des organes de reproduction asexuelle chez les Mucorinées. Cette étude de l'évolution de la reproduction asexuée chez ces Champignons est une excellente préparation à la compréhension des appareils de reproduction asexuée que nous offriront plus tard les Champignons supérieurs.

A. — *Mucorinées à sporanges.*

L'étude microscopique de quelques sporanges de Mucorinées a été faite dans un petit nombre de cas par Corda (1838), Van Tieghem et Le Monnier (1873), Van Tieghem (1875, 1876), Strasburger (1880), Busgen (1882), Léger (1896), Bachmann (1899), Harper (1899[2]), Swingle (1903). Harper, en particulier, a fait connaître dans deux espèces de Mucorinées les phénomènes histologiques de la formation de leurs spores. Dans les deux cas les spores mûres sont plurinucléées ; elles résultent de la fragmentation du protoplasme du sporange. Mais, tandis que chez le *Sporodinia* les fragments sont plurinucléés dès leur origine, chez le *Pilobolus* ils sont au début uninucléés et ne deviennent multinucléés que dans la suite ; Harper les désigne, dans leur état uninucléé, sous le nom de protospores ; les protospores deviennent spores par suite de la multiplication de leur noyau.

Nous trouverons chez quelques Mucorinées des formes

juvéniles de spores qui rappellent les protospores d'Harper et, chez d'autres, des spores qui, dès le moment de leur formation, sont plurinucléées. Par contre nous aurons à citer des cas où la spore est uninucléée quand elle est mûre, où le stade protospore est confondu avec l'état définitif.

1. *Circinella conica* Moreau (1913 [2]).

Les *Circinella* sont des Mucorinées voisines des *Mucor* reconnaissables surtout à la forme circinée de leurs sporangiophores ; ceux-ci sont ramifiés en sympodes et ne présentent généralement pas de sporange terminal.

Le *Circinella* dont nous avons étudié les sporanges a été rencontré sur crottin d'éléphant du Museum d'Histoire naturelle ; c'est une espèce que nous avons décrite dans le *Bulletin de la Société mycologique de France* (1913[2]). C'est une *Circinella* de petite taille, qui forme sur les milieux usités pour la culture des Mucorinées un gazon blanc qui ne dépasse pas deux centimètres de hauteur. Son mycelium présente assez souvent des cloisons assez rapprochées.

Ses sporangiophores circinés supportent des sporanges ordinairement au nombre de cinq, six ou sept.

L'extrémité de la branche principale du sporangiophore est souvent stérile. A quelque distance de son extrémité le sporangiophore donne alors des branches porteuses de sporanges, les plus jeunes étant généralement les plus éloignées de l'extrémité, ou bien un seul rameau qui se ramifie en plusieurs branches sporangifères.

L'extrémité de la branche principale du sporangiophore est parfois occupée par un sporange ; cette particularité place notre *Circinella conica* parmi les *Circinella* (*C. mucoroïdes*, *C. spinosa*), qui forment une transition entre les *Circinella* où l'extrémité du sporangiophore est toujours stérile et les véritables *Mucor* où elle se termine toujours par un sporange.

Les pédicelles des sporanges sont souvent cloisonnés.

Le sporange est sphérique ; à maturité il a 50 à 70 μ de diamètre ; sa couleur est jaunâtre ; sa membrane est incrustée d'oxalate de chaux, à maturité elle se fracture dans l'eau laissant à la base du sporange une collerette persistante.

La columelle est un peu susjacente, parfois spinescente, à profil de fraise, elle a 30 à 50 μ de haut sur autant de large : le nom spécifique *conica* rappelle la forme conique de la columelle.

Les spores sont sphériques, de 6 à 10 μ de diamètre, lisses, incolores ou un peu bleutées.

Nous n'avons pas rencontré les zygospores.

Avec ces caractères *Circinella conica* se distingue de *C. umbellata* en particulier par sa petite taille, de *C. minor* par le nombre des sporanges plus élevé d'un même sporangiophore ; elle se rapproche assez de *C. aspera* ; cependant sa taille plus petite, la disposition différente des pédicelles fructifères sur le sporangiophore, la forme de la columelle jamais panduriforme nous empêche de la rapporter à cette espèce.

Nous nous bornerons ici à faire connaître les phénomènes histologiques de ses sporanges.

Le protoplasme qui remplit un jeune sporange renferme, parmi des vacuoles irrégulièrement distribuées, des noyaux de petite taille pourvus chacun d'un petit nucléole. Plus tard le protoplasme devient vacuolaire surtout vers le centre du sporange qui est parfois occupé par une grande vacuole (Pl. III, fig. 27).

La partie la plus externe du protoplasme fournira des spores, la partie interne restera stérile et deviendra la columelle.

Le processus de la formation des spores est la suite du phénomène de vacuolisation signalé plus haut ; les vacuoles deviennent irrégulières et séparent des fragments de protoplasme qui, après formation d'une membrane, deviennent

des spores (Pl. III, fig. 28). Leur séparation donne l'impression d'une rétraction du protoplasme dont les divers fragments restent quelque temps reliés les uns aux autres par des trabécules ; on croirait voir des amibes se séparer les unes des autres, restant quelque temps réunies par des ponts protoplasmiques qui s'amincissent et se rompent.

La contraction de chaque fragment de protoplasme se fait autour de chaque noyau, rarement autour de deux noyaux ; il paraît donc devoir se former des protospores comme dans le *Pilobolus* étudié par Harper. Dans chacune le noyau ne tarde pas à se diviser pour fournir des spores plurinucléées (Pl. III, fig. 29). Ces spores, polyédriques, sont pressées les unes contre les autres ; elles s'arrondissent à maturité.

Ainsi, la formation des spores chez *Circinella conica* débute par une phase amiboïde, se poursuit par la séparation du protoplasme en fragments dont chacun possède en son centre un noyau unique.

La formation des spores de *Circinella conica* n'est donc pas comparable à la formation des spores dans les asques ; nous verrons que cette remarque s'applique à toutes les spores des Mucorinées.

Pendant que se forment les spores, la columelle, qui a servi à leur nutrition, présente dans ses noyaux des phénomènes particuliers que nous étudierons en détail chez une autre espèce de Mucorinée, le *Rhizopus nigricans*. Disons seulement que nous avons rencontré dans la columelle de *Circinella conica* des cas de fusion de noyaux sans signification sexuelle dont une longue mention sera faite dans le paragraphe suivant consacré au *Rhizopus nigricans*.

2. *Rhizopus nigricans* Ehrenb. (1818, 1820).

Rhizopus nigricans est une des Mucorinées les plus communes ; il suffit d'abandonner sous une cloche à l'humidité un morceau de pain pour le voir en quelques jours se couvrir de Mucorinées parmi lesquelles on trouve presque à coup sûr le

Rhizopus nigricans. Nous verrons plus tard les conditions de la formation de ses zygospores. Ses sporanges s'obtiennent avec la plus grande facilité sur des milieux variés ; on sait qu'ils sont groupés en bouquets dont la base forme les rhizoïdes auxquels cette Mucorinée doit son nom générique ; de la base de chaque bouquet de sporanges naît un stolon qui va former plus loin de nouvelles fructifications. Il suffit de fixer la culture au moment où les sporanges, encore blancs, n'ont pas acquis la couleur noire à laquelle l'espèce doit son nom de *nigricans*, pour obtenir des sporanges à tous les stades de leur développement.

Le sporange de *Rhizopus nigricans* a été l'objet de recherches histologiques de la part de Swingle (1903) ; presque toujours nos observations concordent avec celles de cet auteur.

Un sporange de *Rhizopus nigricans* encore tout jeune renferme un protoplasma dense avec de nombreux noyaux, sauf dans une couche superficielle assez mince qui en est dépourvue (Pl. IV, fig. 1).

Plus tard, une différenciation se fait dans son intérieur ; son protoplasme présente alors, au-dessous de la couche périphérique sans noyaux, une zone plus importante où le protoplasme encore granuleux, dense, avec de rares vacuoles, contient de nombreux noyaux ayant la structure ordinaire des noyaux du thalle ; leur membrane nucléaire est nette et leur nucléoplasme renferme un nucléole central ou latéral (Pl. IV, fig. 2).

En s'avançant vers le centre du sporange on trouve une région de passage où le protoplasme devient moins dense, où les vacuoles sont plus nombreuses et moins régulières ; elle sert de transition à une région à protoplasme toujours granuleux, beaucoup moins dense que celui des régions périphériques, protoplasme que creusent souvent de larges vacuoles. Les noyaux de cette région ont des caractères spéciaux ; la plupart ne laissent pas distinguer de membrane

ni de nucléole ; le noyau tout entier prend les colorants nucléaires.

Cette différence entre la région centrale et la région périphérique s'accentuera désormais. La première, stérile, deviendra la columelle lorsqu'une paroi l'aura séparée de la deuxième qui est la zone fertile aux dépens de laquelle se formeront les spores. Etudions successivement la destinée de chacune d'elles.

Dans la région interne, future columelle, le protoplasme, pourvu de mucorine, devient de moins en moins dense. Il est formé de trabécules lâches, surtout dans la partie centrale de l'organe ; ces trabécules s'allongent vers la base pour faire suite aux trabécules du pédicelle allongés suivant l'axe. Les noyaux sont souvent allongés dans le même sens ; ils sont très plastiques, comme le montre l'observation suivante :

Une columelle de *Rhizopus nigricans* ayant été blessée, le protoplasme a fait hernie par la fente de la membrane ; les trabécules protoplasmiques se sont disposés dans la hernie en rangées concentriques attestant les mouvements brusques qu'a dû subir le protoplasme au moment de l'accident. Les noyaux se sont allongés dans le sens de ces mouvements, plusieurs même se sont contournés en spirale, témoignant de leur grande plasticité.

Parmi les noyaux de la columelle les uns, répartis surtout à la périphérie, ont conservé la structure ordinaire ; les autres, la plupart, sont devenus chromatiques. Dans cet organe, destiné à mourir et qui est le siège d'un transport intense de substances nutritives du pédicelle vers la partie sporifère, les noyaux sont l'objet de phénomènes particuliers de division et de fusion nucléaires.

De très belles figures d'amitoses nombreuses ont été observées dans la columelle de *Rhizopus nigricans* (Pl. IV, fig. 3).

L'amitose atteint les noyaux entièrement chromatiques ;

ceux-ci s'étirent, prennent la forme bien connue d'une haltère dont les extrémités s'éloignent pendant que s'amincit le filet chromatique qui les réunit ; c'est une diaspase comme celle que nous avons signalée dans les filaments.

La signification du phénomène d'amitose a donné lieu à de nombreuses controverses. Les uns y voient le symptôme d'une déchéance du noyau dont, selon l'énergique expression de von Rath (1891), la division directe sonne le glas funèbre. Pour d'autres, l'amitose d'un noyau ne comporte pour lui aucune dégénérescence.

Dans le cas présent nous constatons que les columelles, où nous rencontrons des amitoses, sont des organes appelés à disparaître mais doués néanmoins d'une vie active puisqu'ils sont chargés de nourrir les spores en formation. Nous devons pourtant signaler la coexistence de ces amitoses avec des noyaux entièrement chromatiques présentant des aspects qu'on interprète parfois comme des figures de vieillesse ou de dégénérescence.

Non moins intéressante est la coexistence dans les mêmes columelles de noyaux qui se fusionnent (Pl. IV, fig. 3). Ils se placent par paires et s'accolent. Ils ont ensuite l'apparence d'un noyau à deux nucléoles ; ceux-ci se rapprochent et se fusionnent ; ce sont là tous les phénomènes qui se présentent dans les cas les mieux caractérisés de karyogamies sexuelles.

L'indépendance de ces fusions et de la sexualité est hors de doute, car nous ferons connaître plus tard de véritables fusions sexuelles dans l'histoire de *Rhizopus nigricans*. D'ailleurs, d'autres cas de fusions de noyaux, sans rapport avec la sexualité, ont été signalés par plusieurs auteurs (Strasburger, Tischler, Ernst, Rosenberg, Massee, Maire, Bonnet, Bashford et Murray, Samuels) et Némec en a provoqué expérimentalement la production. L'étude de ces divers cas est très intéressante, car elle peut nous donner les raisons qui causent la fusion des noyaux dans les cas de repro-

duction sexuelle, ou au moins les raisons pour lesquelles les karyogamies sexuelles se sont introduites dans le cycle évolutif des êtres vivants à l'origine de la sexualité.

Dans le cas que nous signalons retenons que les noyaux qui copulent dans la columelle des Mucorinées accompagnent des noyaux frappés d'amitose et aussi des noyaux entièrement chromatiques que leurs caractères font souvent interpréter comme des noyaux frappés de sénescence. Nous en retirons cette idée qu'à l'origine des karyogamies sexuelles les noyaux copulateurs peuvent avoir été des noyaux maladifs, vieillis, fatigués. Cette vue est en accord avec celle qui reconnaît aux gamètes, à l'origine des cytogamies sexuelles, des caractères d'affaiblissement. La sexualité apparaîtrait ainsi à l'origine comme un phénomène d'ordre pathologique auquel le retour périodique dans le cycle évolutif aurait assuré le caractère normal que nous lui connaissons dans les êtres actuels.

Revenons maintenant à la partie sporifère, périphérique, du protoplasme du sporange. Elle est le siège, tout comme chez *Circinella conica*, de phénomènes de contraction qui, débutant à la périphérie, isolent des segments protoplasmiques ; ceux-ci forment des masses d'apparence amiboïde reliées par des trabécules ; ils renferment, dès l'origine, plusieurs noyaux (Pl. IV, fig. 4).

La paroi qui sépare la partie centrale de la région fertile se fait à ce moment, à moins qu'elle ne se soit formée plus tôt, avant toute contraction du protoplasma fertile ; les deux cas ont été rencontrés.

Les segments plurinucléés se séparent et chacun, s'entourant d'une membrane, devient une spore (Pl. IV, fig. 15).

Ce n'est qu'après la séparation des spores que se produit la substance intersporaire ; celle-ci n'est donc pas primitive comme l'admettaient les anciens auteurs ; elle n'est pas une portion du protoplasme périphérique restée stérile ; elle n'est pas comparable à l'épiplasme des Ascomycètes ; c'est

une substance inerte qui paraît être un simple exsudat des spores après leur formation.

3. *Rhizopus ramosus* Moreau (1913[3]).

Nous n'avons pas fait l'étude histologique de cette espèce de *Rhizopus* dont la description a été donnée dans le Bulletin de la Société botanique de France (1913 [3]).

Elle ressemble assez à l'espèce précédemment étudiée par la couleur de ses spores et par leurs ornements (Pl. V, fig. 8). Cependant leur forme ovale, leurs dimensions réduites, la forme sphérique des columelles séparent suffisamment cette espèce du *Rhizopus nigricans* dont les spores sont de grande taille, anguleuses et dont les columelles sont hémisphériques.

Nous insisterons ici sur quelques-unes des particularités les plus remarquables de cette Mucorinée au point de vue de l'évolution de la reproduction asexuelle.

Elle doit son nom spécifique à la ramification habituelle de ses sporangiophores. (Pl. V, fig. 1-2-4-5-6-7). Ce caractère, qui est accidentel chez *Rhizopus nigricans* mais qui pourtant a été observé à plusieurs reprises par Le Roy Harvey (1907), Lendner (1908 [3]) et nous-même, se trouve ici assez fréquent pour mériter de figurer dans la diagnose de cette espèce nouvelle.

Elle fournit, d'autre part, la raison d'être, l'origine de cette ramification. Pour la reconnaître, il nous suffira de parcourir les diverses figures qui représentent quelques-unes des formes que revêt la ramification du sporangiophore.

C'est parfois une simple ramification latérale d'un sporangiophore déjà crû qui porte à son extrémité un nouveau sporange (Pl. V, fig. 2). Le point de bifurcation du pied commun aux deux sporanges présente souvent un léger renflement (Pl. V, fig. 4).

Parfois plusieurs pédicelles naissent au même point d'un sporangiophore unique (Pl. V, fig. 1). Dans ce cas souvent

le point d'attache qui leur est commun est renflé (Pl. V, fig. 6). Dans bien des cas l'assimilation de ce renflement à un sporange avorté s'impose (Pl. V, fig. 7). Dans ces cas les plus typiques le sporange unique, porté par un sporangiophore simple, a commencé à se former comme il le fait d'habitude ; puis, avant que la séparation de la columelle ait lieu, il a poussé un ou plusieurs, jusqu'à quatre, pédicelles fructifères dont la tête renflée peut d'ailleurs subir le sort de la première (Pl. V, fig. 5). Il y a avortement de la tête sporifère et prolifération de nouveaux sporangiophores.

On passe de ce cas où l'explication de la ramification est immédiate à celui où une simple nodosité représente le sporange avorté (Pl. V, fig. 6), et, par son intermédiaire, au cas où aucune trace du sporange primitif n'a persisté. (Pl. V, fig. 1).

L'existence de nodosités sur le trajet des sporangiophores doit être également interprétée comme le vestige d'un renflement sporangial ayant manqué de devenir un sporange (Pl. V, fig. 3.)

De pareils phénomènes de prolifération se rencontrent encore dans des têtes d'*Aspergillus* (Dangeard, 1907) et de *Syncephalastrum* (Vuillemin, 1902) ; ils sont susceptibles d'expliquer les différents ports des fructifications des autres espèces de *Rhizopus* à sporangiophores ramifiés (*Rh. nodosus*, *Rh. parasiticus*, *Rh. arhizus*).

L'avortement de la tête sporangifère, et par suite le retard dans la formation des spores, n'est pas sans analogie avec les phénomènes d'avortement de gamétanges et de retard dans la fécondation que nous avons observés accidentellement chez les Vaucheries. Il n'est pas non plus sans rapport avec certaines formes de conidiophores que nous rencontrerons à la fin de ce chapitre et que nous retrouverons en étudiant la reproduction asexuelle des Champignons supérieurs.

4. *Phycomyces nitens* (Agardh, 1817), Kunze (1823).

Phycomyces nitens est une Mucorinée vraiment remarquable par les grandes dimensions qu'atteignent ses sporangiophores. Dans de bonnes conditions de nutrition ses sporanges sont portés par des pédicelles dont la hauteur atteint 30 centimètres ; à cause de cette taille élevée cette espèce a été à plusieurs reprises utilisée comme un matériel de choix dans les recherches de physiologie.

On lira plus loin les conditions de la production et la structure de ses zygospores ; quant à ses sporanges, leur histoire ressemble à celle des sporanges de *Rhizopus nigricans* comme Swingle (1903) l'a déjà constaté.

Dans un tout jeune sporange de *Phycomyces nitens*, au moment où le protoplasme commence à s'accumuler dans le renflement terminal du sporangiophore, les noyaux nombreux qu'il renferme entrent en division. Ce phénomène nous a échappé dans les sporanges des autres Mucorinées, mais il est probable qu'il s'y produit comme chez le *Phycomyces nitens* (Pl. IV, fig. 6).

Les noyaux se divisent simultanément et présentent les divers stades que nous avons signalés en décrivant la division du noyau dans le thalle. C'est une mitose typique, avec un fuseau, deux centrosomes et deux chromosomes (Pl. III, fig. 16-17-18-19). La présence de deux chromosomes dans ces mitoses, comme dans celles du thalle, affirme qu'aucune réduction chromatique n'intervient dans les phénomènes préparatoires à la formation des spores.

Au moment où ces phénomènes se passent, le protoplasme d'une couche périphérique étroite est plus dense que celui du reste du renflement. Plus tard la zone dense prend de l'importance alors que le centre est occupé par un protoplasma plus clair, où les noyaux sont moins nombreux. Cette zone centrale est en rapport avec le pédicelle par une région de passage assez rapide où les vacuoles s'allongent et où

les trabécules grêles du protoplasma prennent déjà la forme allongée suivant l'axe qui s'accentue dans le pédicelle.

La région interne, à protoplasma clair, à noyaux rares, devient la columelle. La région périphérique, à noyaux nombreux et à protoplasma riche, fournit les spores.

Une paroi les sépare bientôt. La partie fertile se creuse alors de vacuoles irrégulières qui séparent des fragments protoplasmiques; ceux-ci s'isolent les uns des autres, comme dans les cas précédents, avec des aspects amiboïdes et, dès leur séparation, ils sont plurinucléés (Pl. IV, fig. 7). Après s'être entourés chacun d'une paroi ils deviennent des spores. Ce sont de grandes spores dans lesquelles on rencontre jusqu'à douze noyaux (Pl. IV, fig. 8).

Pendant que ces phénomènes s'accomplissent dans la partie fertile, le protoplasme de la columelle s'appauvrit de plus en plus ; dans un sporange mûr il présente souvent une grande vacuole centrale et renferme dans ses trabécules lâches de rares noyaux avec quelques cristaux de mucorine.

La reproduction asexuelle de *Phycomyces nitens* présente donc sensiblement les mêmes caractères que chez *Rhizopus nigricans :* il ne se fait pas de protospores uninucléées, les spores, dès le début, sont multinucléées. Le fait le plus intéressant que nous fait connaître l'étude de la reproduction asexuelle de *Phycomyces nitens* est l'existence de divisions dans le jeune sporange et leur identité avec celles que nous avons décrites dans le thalle.

5. *Mucor spinescens* Lendner (1908[1]).

Ce *Mucor* doit son nom spécifique à cette particularité curieuse que présentent ses columelles d'avoir une paroi qui forme de petits prolongements épineux. Leur nombre est variable : le plus souvent nombreux (6 à 10) ils se réduisent parfois à un ou deux. Nous avons cherché par des semis successifs de cultures renfermant de moins en moins d'épines

sur les columelles à isoler une race à columelles à rares prolongements. Nous avons obtenu dans cette voie des résultats encourageants. Nous possédons dans nos cultures de *Mucor spinescens* une forme que nous désignons sous le nom de var. *unispinescens* où l'existence d'un seul prolongement épineux sur les columelles est la règle et où la production par la columelle de deux ou trois épines — en tout cas d'un nombre restreint d'épines — est une exception. Il s'agirait là d'un cas de variation mis en évidence grâce à la sélection et qui s'est fait dans des cultures productrices de sporanges à l'exclusion de zygospores.

Les sporanges de ce *Mucor spinescens* ne sont pas moins intéressants par leurs caractères histologiques que par ces observations d'ordre cultural.

Les Mucorinées dont nous avons étudié jusqu'ici la reproduction asexuelle nous ont toutes offert le même type de sporanges, en particulier le même mode de production des spores par formation de fragments protoplasmiques se séparant les uns des autres à la façon des fragments d'une amibe en voie de division. *Mucor spinescens* (1) nous offre une modalité différente dans le mode de formation de ses spores ; peut-être est-elle en relation avec la condition le plus souvent uninucléée des spores de cette espèce alors que les espèces précédemment étudiées possèdent des spores multinucléées à maturité.

Il se sépare, comme dans les cas précédents, une partie stérile, interne, ou future columelle, et une partie fertile, périphérique, pourvue d'un protoplasma plus dense et de noyaux plus nombreux (Pl. VI, fig. 1). Portons spécialement notre attention sur cette dernière région.

Son protoplasme devient vacuolaire, et la confluence des vacuoles conduit à un stade où le protoplasme est disposé sui-

(1) *Mucor spinescens* a été obtenu comme impureté du semis d'une Algue du genre *Glœocapsa* croissant sur un Lichen.

vant des cordons allongés renfermant des noyaux plus ou moins régulièrement alignés (Pl. VI, fig. 2). Plus tard, le cordon s'étrangle par places de manière à former une série de nodosités qui rappelle la disposition des grains d'un chapelet dont chacun renfermerait un ou deux noyaux, rarement plus (Pl. VI, fig. 3). L'étranglement du cordon protoplasmique continuant les grains du chapelet s'individualisent, chacun devient une spore pourvue le plus souvent d'un seul noyau, parfois de deux, exceptionnellement de trois ou quatre (Pl. VI, fig. 4).

Les spores gardent quelque temps à l'intérieur du sporange la disposition en files qui trahit leur origine. Aucune substance intersporaire ne les sépare.

Il s'agit donc là d'un mode de formation des spores tout à fait nouveau et qui s'oppose nettement au cas où les spores jeunes offrent des aspects amiboïdes.

6. *Absidia glauca* Hagem (1907), *Absidia septata* van Tiegh. (1876), *Zygorhynchus Moelleri* Vuill. (1903).

Nous n'avons pas étudié dans le détail les phénomènes histologiques de la formation des spores d'*Absidia glauca* et d'*Absidia septata* (1). Nous les faisons figurer ici pour indiquer seulement la généralité de la condition uninucléée des

(1) Ces deux espèces et de nombreuses autres nous ont été fournies par la « Station centrale d'Amsterdam pour la culture des champignons ». Ce laboratoire, dirigé par Mlle Westerdijk assistée de Mlle Sluiter, conserve avec soin les cultures pures de Champignons qui lui sont envoyées et les livre à un prix modéré aux mycologues (3 fr. 15 pour les membres de l'Association internationale des botanistes, 6 fr. 30 pour les autres botanistes). Cette station, due à l'initiative de l'Association internationale des botanistes est destinée à rendre les plus grands services.

Les espèces suivantes relèvent de cette provenance : *Mucor genevensis*, *Zygorhynchus Moelleri*, *Z. Vuilleminii*, *Rhizopus nigricans* + et —, *Phycomyces nitens* + et —, *Absidia glauca*, *A. septata*, *A. Orchidis* + et —, *A. spinosa*, *Mortierella isabellina*, *Cunninghamella echinulata*, *C. Bertholletiae*, *Syncephalastrum cinereum* et *S. racemosum*.

spores d'*Absidia glauca* et sa fréquence chez *Absidia septata*.

Chez *A. glauca*, les spores sont toutes de petite taille et pourvues d'un seul noyau. Dans un jeune sporange nous avons cru reconnaître l'aspect de cordons protoplasmiques que nous avons étudié chez *Mucor spinescens* ; leur ténuité serait en rapport avec la petite taille des spores, mais nous ne donnons cette observation que sous toute réserve.

Chez *A. septata*, les spores sont de taille variable ; les plus petites sont uninucléées, les plus grandes renferment deux ou trois noyaux.

De même, chez *Zygorhynchus Moelleri* la règle est la structure uninucléée des spores ; exceptionnellement les plus grosses peuvent renfermer deux ou trois noyaux.

7. *Mortierella isabellina* Oudemans (1901).

Un des caractères essentiels des sporanges du genre *Mortierella* est l'absence de columelle : c'est là un trait fondamental qui éloigne, plus encore que la cortication de leurs zygospores, les espèces du genre *Mortierella* de celles du genre *Mucor* et qui vaut au genre *Mortierella* d'être séparé dans une famille spéciale, celle des Mortiérellées, des autres Mucorinées, en particulier de la famille des Mucorées à laquelle sont rapportées les espèces dont nous venons d'étudier les sporanges.

L'étude histologique des sporanges de *Mortierella isabellina* ne laisse pas reconnaître la séparation du sporange en une zone fertile et une zone stérile.

Le jeune sporange renferme un grand nombre de noyaux ; une cloison plane le sépare du pédicelle ; à son intérieur se forment de petites spores serrées les unes contre les autres et généralement uninucléées. La petitesse de ces éléments est un obstacle à l'étude approfondie de leur formation.

B. — *Mucorinées à conidiophores.*

Nous abordons maintenant l'étude de quelques Mucorinées, dont les organes de dissémination ne se forment plus à l'intérieur d'un sporocyste mais semblent avoir émigré à sa périphérie ; de spores ils sont devenus conidies.

Nous entendons ce terme dans son sens restreint, celui qu'il a généralement chez les Champignons supérieurs. Nous ne confondons pas avec les conidies les stylospores des Mortiérellées ; nous en distinguons également les « conidies » douteuses des *Syncephalis*, des *Syncephalastrum* et des *Piptocephalis*. Nous verrons un peu plus tard que ces prétendues conidies sont en réalité des spores internes différentes à vrai dire de celles qui nous ont occupés jusqu'ici et dont la véritable signification sera établie grâce aux Mucorinées dont nous entreprenons l'étude.

Ayant ainsi restreint le sens du mot conidie, nous allons étudier les conidies dans un genre de Mucorinées chez lequel elles se présentent sous une forme remarquablement typique, le genre *Cunninghamella*.

Cunninghamella echinulata Thaxter (1891, 1903) = *C. africana* Matruchot, (1903) et *Cunninghamella Bertholletiæ* Stadel (1911).

Le nom générique de *Cunninghamella* a été donné par Matruchot (1903) à un Champignon qu'aurait pu recevoir le genre *Œdocephalum* mais que Matruchot a préféré rattacher aux Mucorinées. Le *Cunninghamella* ressemble en effet à une Mucorinée connue depuis longtemps sous le nom de *Choanephora* (Cunningham, 1878). A vrai dire on ne lui reconnaissait autrefois comme appareil reproducteur que des conidiophores semblables à ceux de *Choanephora*, et Matruchot aurait sans doute hésité à rattacher aux Mucorinées cette espèce purement conidienne s'il n'avait disposé

d'un argument d'une nature toute particulière. Après avoir établi que les *Piptocephalis* parasitent les Mucorinées à l'exception des autres Champignons, Matruchot réussit à obtenir le parasitisme d'un *Piptocephalis* sur un *Cunninghamella* et en conclut que ce dernier appartenait au groupe des Mucorinées. Ce faisant, il fut certes bien inspiré car, depuis, Blakeslee (1905) a confirmé d'une manière définitive l'attribution du genre *Cunninghamella* aux Mucorinées en découvrant ses zygospores.

Les Champignons dont nous nous occupons sont donc des Mucorinées dont la seule forme de reproduction asexuelle est un conidiophore d'apparence œdocéphalée.

Nous avons étudié la formation des conidies de *Cunninghamella echinulata* et *C. Bertholletiæ*.

Chez *Cunninghamella echinulata* le renflement qui supporte les conidies naît comme un sporange d'une Mucorinée banale, à l'extrémité d'un filament. Comme s'il s'agissait d'un sporange, son protoplasme renferme de la mucorine, de nombreux noyaux, et se sépare, comme s'il allait se former une columelle, en deux couches dont l'extérieure plus dense renferme des noyaux plus nombreux.

Cette tête renflée pousse autour d'elle de petits bourgeons réunis à elle par un fin stérigmate. Chacun devient une conidie (Pl. VI, fig. 5). Les noyaux de la périphérie de la tête du conidiophore traversent le stérigmate et se rendent dans les conidies. Chacune renferme à maturité de trois à huit noyaux (Pl. VI, fig. 6).

Des phénomènes sensiblement les mêmes ont lieu lors de la formation des conidies de *Cunninghamella Bertholletiæ* où cependant les noyaux sont un peu plus gros que dans l'espèce précédente (Pl. VI, fig. 7-8).

On assiste donc dans ces deux espèces à la migration du protoplasma et des noyaux dans un bourgeon externe ; au lieu de constituer des spores à l'intérieur de la tête renflée, le protoplasma et les noyaux forment des conidies à la périphérie.

Par le mode de formation de leurs spores les *Cunninghamella* sont des Mucorinées quelque peu aberrantes. Leurs conidiophores sont en tout semblables à certains conidiophores de Champignons supérieurs. Ce sont donc des Champignons dont la reproduction sexuelle est celle de Mucorinées banales mais que la reproduction asexuelle place au rang de Champignons plus évolués.

Les auteurs n'ont pas paru frappés par les rapports de parenté qu'implique pour les *Cunninghamella* et certains Champignons supérieurs la possession commune d'un même type de conidiophore.

Jusqu'ici les partisans de l'origine commune des Champignons supérieurs et des Champignons inférieurs se sont surtout fondés sur les ressemblances discutées des organes de la reproduction sexuée. La reproduction asexuée par conidiophores semblables dans les deux groupes nous paraît un argument puissant pour affirmer le monophylétisme des Champignons.

C. — *Mucorinées à conidies douteuses.*

Vuillemin (1902) a réuni sous le nom de Céphalidées trois genres de Mucorinées : *Piptocephalis*, *Syncephalis*, *Syncephalastrum*, que caractérise la présence de spores spéciales groupées en rangées rectilignes portées en grand nombre à la surface d'une tête renflée. Dans son esprit ce groupement est tout physiologique ; les formes qu'il renferme montrent une commune adaptation de leurs appareils reproducteurs à la dissémination de leurs spores par le vent.

Mais si cette explication de la forme particulière que présente leur appareil de reproduction asexuée est admise généralement, son interprétation est fort discutée.

Les Céphalidées sont considérées soit comme des Champignons à sporanges — Van Tieghem et Le Monnier (1873), Schrœter (1886), Berlese et de Toni (1888), Thaxter (1897),

Mangin (1899), Vuillemin (1902) soutiennent cette opinion — soit comme des Champignons producteurs de conidies — c'est l'avis de Fresenius (1864), de Bary et Woronine (1866), Brefeld (1872), Eichler, A. Fischer (1892), Oudemans (1897), Schrœter (1897).

Leurs spores sont considérées par certains auteurs comme des conidies, d'autres y voient des spores internes comparables aux spores formées dans des sporanges; d'autres enfin considèrent l'ensemble des spores d'une même rangée comme une conidie se fragmentant en articles.

Nous étudierons l'origine et la structure de ces éléments reproducteurs dans deux espèces de *Syncephalastrum* et nous proposerons pour eux une interprétation nouvelle qui nous a été suggérée par la comparaison des appareils qui les produisent, d'une part avec les conidiophores que nous venons d'étudier chez les *Cunninghamella*, d'autre part avec les conidiophores évolués que présentent les Champignons supérieurs.

Syncephalastrum cinereum Bainier (1907) et *Syncephalastrum racemosum* Cohn (1886).

Le genre *Syncephalastrum* a été créé pour des Céphalidées caractérisées par la ramification latérale de leurs appareils de fructification asexuelle. Il se distingue par là des *Syncephalis* dont les appareils sporifères sont simples généralement et des *Piptocephalis* dont les filaments fertiles sont plusieurs fois ramifiés selon le mode dichotome. On le voit, ce sont là des différences d'ordre secondaire, aussi les conclusions que nous déduirons de l'étude des *Syncephalastrum* seront-elles sans doute valables pour les deux genres voisins et l'interprétation que nous donnerons de la fructification asexuelle du premier genre s'appliquera sans doute aux deux autres.

Une tête sporifère de *Syncephalastrum* débute comme

celle d'une Mucorinée à sporanges ou comme celle d'un *Cunninghamella*. Il ne se fait point de spores à son intérieur mais elle pousse, comme chez un *Cunninghamella*, des bourgeons où passent du protoplasma et des noyaux (Pl. VII, fig. 1).

Exceptionnellement des bourgeons naissent sur un renflement latéral et non terminal (Pl. VII, fig. 4).

Les noyaux du renflement, en s'allongeant, traversent les stérigmates étroits qui relient les bourgeons à la tête renflée ; la figure 2, planche VII, montre divers stades de l'étirement de ces noyaux plastiques qui quittent la tête sporifère pour se rendre dans les bourgeons de la périphérie.

Parfois une vingtaine de noyaux émigrent ainsi dans les bourgeons qui se sont allongés perpendiculairement à la surface du renflement qui les porte.

Souvent le protoplasme du renflement se différencie en deux couches : une couche superficielle dense qui fournit les bourgeons et une couche interne à protoplasme moins abondant et creusée de grandes vacuoles (Pl. VII, fig. 3). Cette disposition est analogue à celle que nous avons observée chez les *Cunninghamella* dans le renflement du conidiophore ; elle rappelle également la séparation du protoplasme du sporange en deux régions qui chez les Mucorinées à columelle précède la formation de cet organe.

Quand les tubes fructifères ont atteint leurs dimensions définitives les spores apparaissent à leur intérieur. Elles se font par une condensation du protoplasme en éléments sphériques ou elliptiques dont chacun est une spore.

Chaque spore renferme un ou plusieurs noyaux (Pl. VII, fig. 3) ; le plus souvent il y a un noyau unique dans chaque spore. Les spores s'individualisent toutes à peu près en même temps, ainsi que Thaxter (1897) l'a constaté chez un *Syncephalastrum* ; en tout cas, quand leur formation n'est pas simultanée, elle n'est ni centrifuge, ni centripète (Pl. VII, fig. 5-6-7-8-9).

Chacune des spores s'entoure d'une membrane propre

différente de celle du tube qui les renferme (Pl. VII, fig. 10-11).

La formation des spores à l'intérieur des tubes fructifères se fait de la même façon chez *Syncephalastrum cinereum* et chez *S. racemosum* (Pl. VII, fig. 11), elle doit être décrite comme une production de spores internes à l'intérieur d'une sorte de sporange allongé. Van Tieghem a comparé autrefois (1875) la formation des spores dans les tubes allongés des Céphalidées à la formation des spores des asques tubuleux des Pézizes. Nous voyons que la ressemblance est toute superficielle.

Chacune des spores des *Syncephalastrum* n'est pas une conidie car un tel organe est exogène par définition ; le sac qui les produit n'est pas non plus un véritable sporange homologue de celui des *Mucor*. Il nous paraît que les *Syncephalastrum* n'ont plus de sporange fonctionnel ; cet organe est représenté chez eux par la tête renflée qui supporte les baguettes sporogènes, de même qu'il est représenté chez les *Cunninghamella* par la vésicule qui supporte les conidies. La tête renflée des *Syncephalis* et des *Piptocephalis* mérite la même interprétation.

Nous trouvons une confirmation de cette manière de voir dans une observation de Vuillemin (1887) : il a constaté une segrégation du protoplasme de la tête renflée du *Syncephalis intermedia* comme s'il s'agissait d'une formation de spores.

Vuillemin (1887) a laissé entrevoir des rapports entre les baguettes sporangiales et des conidies. C'est des conidies en effet que sont homologues les bourgeons producteurs de spores internes des *Syncephalastrum*. L'appareil reproducteur asexué de ces Mucorinées est donc un conidiophore mais un conidiophore plus évolué que celui des *Cunninghamella* auquel il ressemble dans sa période de jeunesse. Les éléments qui chez *Cunninghamella* sont des conidies ne jouent pas ce rôle chez *Syncephalastrum*, ce sont des cellules productrices de spores internes. La formation des éléments

reproducteurs asexués, qui a subi un premier retard lors de la transformation du sporange primitif en conidiophore à spores externes chez les *Cunninghamella*, subit, chez les *Syncephalastrum*, un nouveau retard par la production de spores internes à l'intérieur des éléments qui chez les *Cunninghamella* fonctionnent comme conidies.

Qu'on ne confonde pas notre interprétation avec celle de Brefeld qui assimile à une conidie la baguette sporogène des Céphalidées. Brefeld considère les spores de ces Champignons comme résultant d'une désarticulation d'une conidie, d'une fragmentation d'une conidie plurinucléée. Dans notre manière de voir la baguette sporogène des *Syncephalastrum* n'est pas une conidie : elle dérive d'une conidie. Elle n'est pas plus une conidie que la tête renflée d'un conidiophore n'est un sporange ; elle fut à l'origine une conidie mais, par suite d'un retard dans la formation des éléments disséminateurs, cette conidie primitive a produit des spores à son intérieur.

Nous trouverons dans la troisième partie de ce travail des exemples analogues d'un pareil retard ; disons seulement pour le moment que la phialide des *Aspergillus* est tout à fait comparable à la baguette sporogène des *Syncephalastrum*. Les deux organes naissent comme une conidie ; l'un produit des spores à son intérieur, l'autre les émet à l'extérieur. Autrement dit, un tube sporogène de *Syncephalastrum* n'est pas autre chose qu'une phialide d'*Aspergillus* qui au lieu de produire des spores externes les produit à son intérieur, à la façon d'un sporange. La reproduction asexuelle des *Syncephalastrum*, et avec eux des Céphalidées, nous apparaît ainsi comme le résultat d'une longue évolution.

CHAPITRE III

LA REPRODUCTION SEXUELLE.

Les premières notions sur la reproduction sexuelle des Mucorinées remontent à 1829. A cette époque où les connaissances sur la sexualité des végétaux et des animaux étaient fort imprécises, Ehrenberg eut l'occasion d'observer la formation de la zygospore d'une Mucorinée, *Syzygites megasperma*, aujourd'hui connue sous le nom de *Sporodinia grandis*, et le mérite de lui attribuer une signification sexuelle. La formation des zygospores de *Sporodinia grandis* est le premier exemple connu de reproduction sexuelle chez les Champignons. C'est également le plus couramment cité : grâce à la simplicité avec laquelle il se présente lorsqu'on n'envisage que ses manifestations extérieures, il est devenu un type classique de reproduction sexuelle dans les ouvrages élémentaires de botanique. On le compare généralement à la reproduction sexuée du *Spirogyra* ; on considère les ampoules qui mélangent leur contenu comme deux gamètes, la zygospore qui résulte de leur fusion est un œuf dont la formation est un cas typique d'isogamie.

La signification sexuelle qu'Ehrenberg attribuait aux zygospores de *Sporodinia* a trouvé une confirmation dans l'étude approfondie du mode de formation des zygospores des Mucorinées. Toutes ne sont pas le fruit d'une stricte

isogamie et il est possible de voir parfois des différences entre les branches copulatrices. Chez *Absidia* les fulcres que produisent généralement les deux suspenseurs peuvent n'exister que sur l'un d'entre eux ou bien leur formation peut être plus précoce sur l'un que sur l'autre. Chez le *Phycomyces* les suspenseurs portent des épines qui apparaissent plus tôt sur l'une des branches que sur l'autre. Ailleurs, les suspenseurs peuvent être inégaux. Les gamètes eux-mêmes peuvent différer par la taille ; le plus petit est alors défini comme gamète mâle, l'autre comme gamète femelle. Toutes ces différences, bien que légères le plus souvent, ont été considérées comme des indices de différenciation sexuelle entre les ampoules copulatrices.

Vuillemin (1886 [2], 1887) a fait connaître une Mucorinée où l'hétérogamie est remarquable par sa constance, par la différence de taille qu'elle introduit entre les gamètes et par la différence de forme que présentent les suspenseurs. L'hétérogamie est assez marquée pour que cette espèce, désignée d'abord par Vuillemin sous le nom de *Mucor heterogamus*, soit devenue (Vuillemin, 1903) le type d'un genre nouveau, le genre *Zygorhynchus*, défini surtout par les caractères auxquels il doit l'hétérogamie de ses zygospores.

Cependant Vuillemin n'a pas voulu voir dans le caractère hétérogame de la zygospore de cette Mucorinée l'indication d'une différence sexuelle entre les branches copulatrices. Leur différence de taille est purement végétative. Leur union n'a que la valeur d'une simple anastomose comme il s'en fait souvent chez les Champignons supérieurs. L'existence des azygospores, en tout semblables aux zygospores sauf par la fusion des rameaux qui donne naissance à ces dernières, était un argument pour ceux qui doutaient de la nature sexuelle des zygospores. Bien plus, aux yeux de Vuillemin (1908), la différence de taille des prétendus gamètes de *Mucor heterogamus*, loin d'être une marque de différenciation sexuelle, était un acheminement vers la

suppression totale de l'un d'eux, c'est-à-dire vers la formation d'azygospores, d'organes manifestement dépourvus de sexualité.

Pour détruire les doutes qui se sont élevés sur l'existence de phénomènes sexuels bien caractérisés chez les Mucorinées, il a fallu le développement de deux techniques : la technique expérimentale et la technique histologique.

La technique expérimentale est l'œuvre de Blaskeslee (1904 [1,2]). Blaskeslee a montré que les zygospores sont le résultat d'un acte sexuel et il a fixé dans une large mesure les conditions de leur production.

Un certain nombre de Mucorinées forment facilement leurs zygospores sur des milieux divers. Toutes les fois qu'elles se trouvent dans des circonstances convenables, la production des zygospores a certainement lieu. C'est le cas du *Sporodinia grandis* : tout thalle de *Sporodinia grandis* placé sur mie de pain ou carotte, vers 20°, formera des zygospores. *Une spore unique*, isolée, de *Sp. grandis* semée dans les mêmes conditions fournit un mycélium sûrement producteur de zygospores.

Chez d'autres Mucorinées la production des zygospores est entourée de grandes difficultés, c'est un phénomène capricieux qui échappe, semble-t-il, à tout déterminisme. Ainsi, de Bary (1866) a obtenu des zygospores de *Rhizopus nigricans* en semant des spores de cette Mucorinée dans un bocal clos renfermant du pain humide. Le procédé ne réussit pas toujours ; on n'est pas assuré de voir apparaître des zygospores quand on sème dans ces conditions soit des spores soit un mycélium de *Rhizopus nigricans*. Quand on sème *une spore isolée* on n'en obtient jamais.

Les Mucorinées se partagent donc en deux grandes catégories : les unes, du type de *Sporodinia grandis*, sont susceptibles de donner des zygospores quand on sème sur un milieu convenable une spore unique : elles sont dites *homothalliques*. Les autres, dites *hétérothalliques*, sont du type

de *Rhizopus nigricans*; elles ne donnent jamais de zygospores par le semis d'une spore unique sur quelque milieu que ce soit. La culture du mycélium issu d'une spore unique de *Rhizopus nigricans* ne renfermera jamais de zygospores, pas plus que toute culture issue d'elle obtenue en repiquant des fragments de mycélium ou en semant des spores qu'elle aura produites. Toutes ces cultures qui ont à leur origine une spore unique sont vouées à la stérilité.

Supposons que nous ayons réalisé une collection de telles cultures stériles obtenues avec des spores isolées de provenances diverses. Prenons deux de ces cultures stériles, empruntons à chacune un fragment de mycélium, une spore ou un groupe de spores, que nous placerons ensemble dans un tube de culture stérilisé. Répétons l'opération avec des milieux divers et en groupant deux par deux nos cultures stériles de toutes les manières possibles. Nous réunirons ainsi, dans des conditions variées, des thalles d'origine différente, provenant de deux spores de *Rhizopus nigricans*. Dans quelques-unes de ces dernières cultures nous aurons peut-être quelque chance de voir apparaître des zygospores ; il a suffi, pour provoquer leur formation, de mettre en présence deux mycéliums particuliers, d'origine différente. Reprenant alors les deux cultures stériles, d'où sont venus les mycéliums dont la rencontre était nécessaire à la formation des zygospores, nous aurons entre les mains deux formes de *Rhizopus nigricans* incapables, isolées, de donner des zygospores mais susceptibles d'en produire quand elles sont mises en présence.

On peut croire, avec Blakeslee, que ces deux formes correspondent à deux sexes qui, séparés, restent stériles et qui ne trouvent un terme à leur stérilité qu'en s'unissant entre eux.

Toutes les Mucorinées hétérothalliques comprennent deux races dont les mycéliums ne produisent de zygospores qu'autant qu'ils sont réunis. Ces deux races sont à peu près

identiques l'une à l'autre ; elles présentent cependant de faibles différences morphologiques dont les premières avaient été vues déjà par Blakeslee mais qui sont surtout connues par le travail de Mlle Korpatchewska (1909). Toutefois ces différences morphologiques sont toujours peu importantes et sont le plus souvent d'ordre cultural ; le dimorphisme des ampoules copulatrices n'est pas l'expression morphologique de cette sexualité d'ordre presque exclusivement physiologique. Bien plus, des espèces où l'hétérogamie est très accusée, comme les *Zygorhynchus*, appartiennent à la catégorie des Mucorinées homothalliques, où elles coudoient des Mucorinées isogames comme *Sporodinia grandis*, alors que des formes isogames, chez lesquelles aucun indice de différenciation sexuelle n'a été relevé par les morphologistes, voisinent avec des formes hétérogames dans les Mucorinées hétérothalliques.

Chez ces dernières, les deux sexes empruntent des formes identiques que des cultures issues de spores isolées permettent de séparer et que l'expérience seule permet de reconnaître. Les mots du langage courant nous manquent pour exprimer les caractères de cette sexualité cachée qui défie le morphologiste et qui violente les idées du physiologiste sur la nature des phénomènes sexuels. Les mots mâle et femelle ne convenaient pas pour désigner les deux thalles dont la rencontre permet la production des zygospores, Blakeslee leur a donné les noms + et —.

Ayant imposé arbitrairement les noms de + et — à deux thalles de sexes différents d'une espèce de Mucorinées, il est possible de connaître le signe qu'il convient d'attribuer à une culture stérile de cette Mucorinée. Donne-t-elle des zygospores avec la culture type de signe +, elle doit recevoir le signe — et inversement.

Le même procédé est valable pour une Mucorinée hétérothallique quelconque dont on aura séparé les deux sexes. Mise en présence d'une culture d'une espèce différente dans

des conditions diverses, ou bien elle restera stérile — elle recevra alors le signe de la culture étalon — ou bien la rencontre de celle-ci et de la culture en expérience produira un commencement de formation de zygospore sans fusion des deux rameaux : il se fera ce qu'on a appelé des « hybrides imparfaits », auquel cas la culture en expérience recevra le signe contraire de celui de la culture témoin.

On peut dire que les Mucorinées hétérothalliques possèdent des thalles de deux sortes, affectés des signes + et —, capables de donner, quand on les met en présence, des hybrides imparfaits si les Mucorinées sont d'espèces différentes, des zygospores si elles sont de même espèce.

Les Mucorinées homothalliques sont considérées comme affectées à la fois des signes + et — .

Mais si remarquables que soient les résultats apportés par Blakeslee à la connaissance de la sexualité chez les Mucorinées, ils ne font connaître que les circonstances dans lesquelles se font ou ne se font pas certaines anastomoses qui sont le prélude de phénomènes sexuels. Le phénomène sexuel profond échappe à cette technique tout extérieure ; il est d'ordre histologique.

Indiquons rapidement les tentatives successives, le plus souvent infructueuses, que les histologistes ont faites pour reconnaître, dans les zygospores des Mucorinées, les phénomènes intimes de la sexualité.

Le caractère multinucléé des zygospores de Mucorinées fut établi par Istvanffi (1889, 1895), puis par Dangeard et Léger (1894 [1], [2]). Puis vinrent les recherches de Léger (1895 [1], [2], 1896), Grüber (1901), Namylowski (1906), Dangeard (1906), Lendner (1908, [2], [3]), Grüber (1912), Mc Cormick (1912), enfin les nôtres (1911, [1], [2], [4], 1912 [1], 1913 [1]).

Les discussions que soulèvent les observations, le plus souvent discordantes, de ces auteurs trouveront mieux leur

place dans chacun des paragraphes qui seront consacrés à l'étude des espèces en litige. Nous les indiquerons dans les pages qui suivent au cours de l'exposition des résultats que nous a fournis l'étude histologique des zygospores de plusieurs espèces de Mucorinées.

1. *Mucor sylvaticus* Hagem (1907).

Mucor sylvaticus est une Mucorinée des forêts. Hagem l'a trouvée pour la première fois dans de la terre prise dans un bois de pins près de Christiana. Lendner (1908 [3]) l'a retrouvée dans le sol des bois en Savoie.

Nos cultures ont été obtenues du semis d'un *Borrera* récolté dans la forêt de Fontainebleau aux environs de Bois-le-Roi. Elles ont fourni en abondance des zygospores sur des milieux divers, en particulier sur carotte : au bout de quelques jours les zygospores déjà noirâtres apparaissent sur le mycélium aérien, tout près du substratum, spécialement au voisinage des parois du tube de culture. Les sporanges et les chlamydospores ne sont pas rares. Enfin le mycélium, dans nos cultures, a présenté en abondance les renflements caractéristiques de cette espèce.

La facilité avec laquelle nous avons obtenu les zygospores nous a permis d'entreprendre sur cette espèce l'étude de la reproduction sexuelle. Elle offre pour étudier des zygospores un matériel assez favorable et nous avons pu faire une étude assez complète des noyaux dont des notes préliminaires ont fait connaître les résultats essentiels (Moreau, 1911 [2]).

Une jeune zygospore, peu après la disparition de la membrane mitoyenne qui permet la fusion des deux ampoules copulatrices qu'elle séparait, se présente avec un protoplasma creusé de vacuoles et un certain nombre de noyaux variable avec les zygospores (Pl. VIII, fig. 1). Ces noyaux présentent la même structure que les noyaux du thalle (Pl. III, fig. 6) auquel ils appartenaient peu auparavant :

un nucléoplasme, limité par une membrane, renferme un nucléole central ou latéral.

Leur structure change bientôt. Ils offrent tous à la fois des phénomènes de division par *karyokinèse*. La simultanéité de ces phénomènes n'est pas rigoureuse, de sorte qu'on peut, dans une même zygospore, en suivre toutes les phases. A côté de noyaux encore au repos on trouve des noyaux présentant deux points chromatiques aux extrémités d'un même diamètre ; ce sont sans doute les deux centrosomes qu'on retrouve nettement caractérisés à un stade ultérieur ; ils occupent alors les deux extrémités d'un fuseau sur les filets achromatiques duquel se trouvent deux chromosomes (Pl. III, fig. 8). A ce stade de la plaque équatoriale le noyau est dépourvu de membrane nucléaire et de nucléole. Plus tard les deux chromosomes se divisent en deux et le fuseau se présente alors avec quatre chromosomes se dirigeant par paire vers les extrémités. Ils rejoignent bientôt les centrosomes et chaque couple prend part à la constitution d'un nouveau noyau. Les deux noyaux ainsi obtenus reprennent la structure du noyau qui leur a donné naissance.

Cette mitose a tous les caractères de celles que nous avons décrites dans le thalle (Pl. III, fig. 7-9-10-11-12-13-14) ; notons seulement que le fuseau est moins long que celui de ces dernières.

Un peu plus tard le protoplasme devient plus dense ; à la structure alvéolaire succède une structure réticulée ou réticulée-alvéolaire (Pl. VIII, fig. 2-3). A ce moment la plupart des noyaux que renferme la zygospore se placent par paires et se rapprochent. Arrivés au contact, ils se fusionnent. Ils se présentent alors avec l'aspect très caractéristique d'un noyau ordinairement allongé pourvu de deux nucléoles. Pendant que le noyau s'arrondit les deux nucléoles viennent au contact et se fusionnent à leur tour ; on obtient ainsi un noyau unique plus gros que chacun des deux noyaux copulateurs.

Nous touchons là le phénomène capital de la reproduction sexuelle : la zygospore des Mucorinées est le siège de *fusions nucléaires multiples* dont chacune est une *karyogamie sexuelle*.

En même temps que la plupart des noyaux prennent part à ces fusions sexuelles, d'autres, en petit nombre, voient leur taille diminuer ; on ne les retrouvera bientôt plus dans le protoplasme que sous forme de points chromatiques ; ce sont des noyaux frappés de *dégénérescence*. (Pl. VIII, fig. 2-3-4-5-6).

Une zygospore qui présente ces phénomènes de fusions de noyaux et de dégénérescence nucléaire n'est plus une toute jeune zygospore : sa paroi commence à se couvrir d'épaississements brunâtres qui, plus tard, en s'étendant l'entoureront d'une coque épineuse épaisse.

Ces phénomènes sont d'ailleurs lents ; ce n'est pas tous à la fois que les noyaux copulateurs se placent par paires et se fusionnent ; ce n'est pas non plus tous en même temps que les autres noyaux sont frappés de dégénérescence. Les mêmes phénomènes se poursuivent pendant que vieillit la zygospore, que s'épaissit son enveloppe épineuse et que la structure réticulée de son protoplasma fait place à une structure alvéolaire.

A ce moment la zygospore renferme trois sortes de noyaux : des noyaux de grande taille, qui sont des noyaux résultant d'une fusion, des noyaux de taille moyenne parfois par paires, qui sont des noyaux encore dans leur état primitif, enfin de tout petits noyaux, vestiges de noyaux atteints de dégénérescence.

Plus tard, en dedans de la couche épineuse, se dépose une membrane épaisse ; celle-ci mérite le nom d'endospore qui l'oppose à l'exospore qu'elle vient doubler intérieurement et contre laquelle elle s'applique intimement en épousant les détails de sa face interne.

La zygospore vieillie ne renferme plus que des noyaux

de fusion dont chacun se présente avec deux masses chromatiques : l'une, petite, arrondie, est le nucléole ; l'autre, moins colorée, à contours moins réguliers, représente la chromatine du nucléoplasme. Ce sont ces noyaux qui, plus tard, donneront naissance aux noyaux du thalle, ou du sporange, qui résultera de la germination de la zygospore.

En parcourant l'histoire de la zygospore de *Mucor sylvaticus* nous avons rencontré des phénomènes nucléaires divers : des mitoses d'abord, puis, simultanément, des fusions et des dégénérescences.

Des phénomènes semblables ont été décrits par Dangeard (1906 [1], [2]) dans la zygospore de *Mucor fragilis*. Les mitoses ont été soupçonnées par lui à la suite de numérations de noyaux dans la jeune zygospore et dans des zygospores plus vieilles. En les décrivant en détail nous confirmons ces présomptions.

Quant aux fusions et aux dégénérescences de noyaux, elles offrent les mêmes caractères chez *Mucor sylvaticus* que celles que Dangeard a décrites chez *Mucor fragilis*. L'histoire de la reproduction sexuelle de *Mucor sylvaticus* concorde donc dans ses traits généraux avec celle de *Mucor fragilis*, aussi la zygospore de *Mucor sylvaticus* est-elle sans doute susceptible de l'interprétation que Dangeard a donnée de la zygospore de *Mucor fragilis*.

Avec Dangeard, nous considérons les deux articles copulateurs qui s'unissent pour former une zygospore comme deux gamétanges. Ils renferment un grand nombre de noyaux. Ceux-ci ne sont pas véritablement des noyaux sexuels ; ils ne possèdent cette qualité qu'après la mitose qui précède leur fusion. A ce moment les deux gamétanges ont déjà mélangé leurs protoplasmes. A aucun moment ils n'individualisent leurs gamètes ; ceux-ci sont indivis dans la masse du protoplasme de la jeune zygospore ; chacun est représenté par un noyau sexuel. Parmi ces noyaux, les uns, en petit nombre, dégénèrent ; les autres se fusionnent par

paires comme ils l'auraient fait après l'union des gamètes si ceux-ci s'étaient unis hors de la zygospore.

La zygospore de *Mucor sylvaticus* résulte donc, comme l'oospore des Péronosporées (cf. en particulier Stevens, 1899, 1901) et de certaines Saprolégniées (cf. en particulier Miyake, 1901), de la fusion de deux gamétanges. La comparaison se poursuit assez loin puisque des fusions de noyaux et des dégénérescences nucléaires ont lieu dans les deux cas et que nous avons découvert chez *Mucor sylvaticus* des mitoses comparables à celles qu'on connaît depuis longtemps chez les Péronosporées et les Saprolégniées. Cependant ces dernières ont lieu dans les gamétanges eux-mêmes, avant leur union ; des gamètes pourraient encore se séparer autour des noyaux sexuels comme ils le font parfois chez les Saprolégniées (Trow, 1904 ; Claussen, 1908). Chez les Mucorinées les noyaux sexuels sont mis en présence au sein d'un protoplasme commun dès le moment de leur formation ; la fusion des gamétanges précède la formation des noyaux des gamètes.

Les mitoses que nous avons décrites chez *Mucor sylvaticus* présentent encore quelque dissemblance avec celles des Péronosporées et des Saprolégniées. Dans ces derniers cas elles sont simultanées ; elles le sont moins strictement chez les Mucorinées : peut-être faut-il attribuer à l'hétérogénéité que le protoplasme des zygospores doit à sa double origine l'imperfection du synchronisme de leurs mitoses.

Malgré ces différences les mitoses de *Mucor sylvaticus* semblent homologues de celles des Péronosporées et des Saprolégniées et doivent recevoir la même interprétation.

Les auteurs n'ont pas donné de bonne explication de ces mitoses chez les Péronosporées et les Saprolégniées. La plus précise, indiquée par Trow (1904), à propos de *Achlya de Baryana* et *A. polyandra*, consiste à les considérer comme des mitoses réductrices précédant la fécondation comme celles qui préludent, chez les animaux supérieurs, à

la formation des gamètes. Cette interprétation a été discutée. La similitude des figures de division que nous avons décrites dans le thalle de *Mucor sylvaticus* et dans la jeune zygospore de la même espèce nous autorise à rejeter cette explication chez les Mucorinées et sans doute aussi chez les Péronosporées et les Saprolégniées.

Une comparaison de ce qui se passe dans ces trois familles avec les phénomènes de gamétangie que nous ont offerts les Vaucheries nous conduit à une interprétation des mitoses préliminaires de la formation des noyaux sexuels en conformité avec les règles générales de l'évolution de la reproduction.

Les gamétanges des Vaucheries sont semblables, au début, à ceux des Mucorinées ; nous avons vu que le gamétange mâle conserve des caractères primitifs, mais que le gamétange femelle n'individualise pas ses gamètes ; c'est à lui que doivent être comparés les gamétanges des Mucorinées. Comme chez les Mucorinées certains noyaux sexuels sont sacrifiés et dégénèrent. A vrai dire la dégénérescence est plus importante puisqu'elle n'épargne qu'un seul noyau, mais nous verrons chez d'autres Mucorinées des phénomènes accentués de dégénérescence.

Chez les Vaucheries les noyaux qui dégénèrent et le noyau sexuel fonctionnel sont les noyaux primitifs du gamétange. Chez *Mucor sylvaticus* les noyaux sexuels résultent d'une mitose qui atteint les noyaux primitifs des gamétanges. La formation des noyaux sexuels paraît donc chez les Mucorinées l'objet d'un retard quand on la compare à celle des Vaucheries.

De pareils retards ne sont pas nouveaux pour nous ; l'étude de l'évolution de la reproduction asexuée nous en a déjà fourni des exemples ; c'est à un tel retard qu'est due la formation du conidiophore de *Cunninghamella* aux dépens d'un sporange, la formation des baguettes de *Syncephalastrum* aux dépens des conidies d'un conidiophore œdocéphalé

Ce retard dans la production des éléments reproducteurs que nous voyons pour la première fois s'établir d'une façon régulière dans l'évolution de la reproduction sexuée est aussi celui qui, chez les Champignons supérieurs, a causé la formation des gamétophores.

Un gamétange de Péronosporée, de Saprolégniée, les deux gamétanges unis dans une zygospore de Mucorinée nous apparaissent ainsi comme des ébauches des gamétophores des Champignons supérieurs.

Quoi qu'il en soit, un fait essentiel domine l'histoire de la reproduction sexuelle de *Mucor sylvaticus* : ses zygospores résultent de l'union de deux gamétanges plurinucléés. L'étude d'autres espèces de Mucorinées nous montrera que ce caractère est général et doit être considéré comme un des éléments les plus importants de l'homogénéité de la famille des Mucorinées.

2. *Mucor hiemalis* Wehmer (1903).

Mucor hiemalis se rencontre dans la nature dans des conditions assez particulières : il joue un rôle important dans la transformation des cellules parenchymateuses du chanvre lors du rouissage. Il paraît d'ailleurs pouvoir s'adapter à des conditions de vie variées, car Hagem (1907) le signale en Norvège dans la terre des forêts et les marécages et Lendner (1908[3]) l'a rencontré dans des boues glaciaires à Tête-Rousse et au glacier des Bossons (Mont-Blanc). Les cultures que nous a envoyées la station d'Amsterdam sont d'origine norvégienne.

Mucor hiemalis est une espèce où l'hétérogamie est assez marquée par la différence de taille que présentent les gamétanges. Elle offre un matériel d'étude assez favorable aux recherches histologiques malgré les corpuscules métachromatiques que renferment parfois ses zygospores ; les noyaux y sont peu nombreux et de grande taille.

Mucor hiemalis nous a présenté sensiblement les mêmes phénomènes que *Mucor sylvaticus* :

Au moment où les noyaux se disposent par paires le protoplasme est réticulé-vacuolaire avec des trabécules granuleux (Pl. IX, fig. 1). Plus tard, il renferme de gros noyaux qui sont des noyaux de copulation ; d'autres, plus petits, qui sont des noyaux non copulés ; quelques-uns sont déjà deux par deux ; enfin d'autres sont en dégénérescence (Pl. IX, fig. 2). Nous avons une fois rencontré deux de ces noyaux dégénérés l'un près de l'autre simulant une copulation et attestant ainsi leur complète homologie avec les noyaux fonctionnels que la dégénérescence a épargnés.

De petits noyaux dégénérés persistent pendant quelque temps, mais quand la zygospore est vieille elle ne renferme plus que des noyaux de copulation.

Pendant que ces phénomènes se passent, la zygospore acquiert les ornements de son exospore.

Quand une endospore épaisse double l'exospore épineuse les noyaux ont la structure des noyaux âgés de la zygospore de *Mucor sylvaticus* (Pl. IX, fig. 3).

L'histoire de la zygospore de *Mucor hiemalis* est donc identique à celle des zygospores de *Mucor fragilis* et de *M. sylvaticus* ; chez *Mucor hiemalis* l'hétérogamie n'a changé en rien les phénomènes essentiels de la reproduction sexuelle.

Nous ignorons la condition homothallique ou hétérothallique des zygospores de *Mucor fragilis*, mais nous avons obtenu les zygospores de *Mucor hiemalis* en mettant en présence les deux races + et — ; *Mucor sylvaticus* est aussi hétérothallique d'après Hagem (1908).

Mucor genevensis, dont nous allons étudier maintenant les zygospores, est homothallique.

3. *Mucor genevensis* Lendner (1908[1]).

Mucor genevensis est encore une Mucorinée du sol et, au dire de Hagem (1910), l'une des plus rares.

C'est, comme l'espèce précédente, une Mucorinée hétérogame. Bien que nous n'ayons pas fait une étude approfondie de cette espèce de *Mucor* nous pouvons dire que, ici encore, des phénomènes de fusion et de dégénérescence nucléaires atteignent les noyaux d'abord identiques de la jeune zygospore (Pl. IX, fig. 5). Les noyaux de la zygospore âgée ont la même structure que les noyaux âgés des espèces précédentes (Pl. IX, fig. 6).

Les corpuscules métachromatiques sont abondants dans cette espèce (Pl. IX, fig. 4).

Il y a donc une ressemblance complète entre les zygospores de plusieurs espèces de *Mucor* : nous avons choisi à dessein des espèces isogames et des espèces hétérogames, des formes homothalliques et des formes hétérothalliques pour montrer que ces manifestations extérieures de la sexualité n'ont aucun retentissement sur les phénomènes intimes dont les zygospores sont le siège.

4. *Sporodinia grandis* Link (1824).

Le *Sporodinia grandis* est une Mucorinée commune à l'automne sur les Champignons supérieurs en décomposition ; c'est une des plus anciennement connues et nous avons dit déjà la place importante qu'elle tient dans l'histoire de la connaissance des phénomènes sexuels chez les Thallophytes. Elle représente, en effet, sous son nom ancien de *Syzygites megalocarpus*, le premier Champignon dans lequel on ait reconnu des phénomènes relevant de la sexualité.

Sporodinia grandis doit à la facilité avec laquelle il forme ses zygospores dans des conditions diverses d'avoir été maintes fois étudié, soit par les botanistes descripteurs, soit par les histologistes, soit par les biologistes qui ont étudié les conditions de sa végétation.

Considéré au point de vue de sa reproduction sexuelle c'est, nous l'avons vu, le premier exemple connu, et le plus

fréquemment cité, de reproduction par œufs chez les Mucorinées et chez les Champignons. Pourtant nos connaissances sur l'histologie de ses zygospores sont fort incertaines si on en juge par le désaccord qui règne entre les auteurs qui en ont tenté l'étude.

Dangeard et Léger (1894[2]), Istvanffi (1895), établirent le caractère multinucléé de la zygospore de *Sporodinia grandis* sans réussir à trouver dans la structure intime de cette zygospore aucun phénomène de nature sexuelle.

Les résultats obtenus ultérieurement par Léger (1895[1,2] 1896) ont été accueillis avec la plus grande circonspection par la plupart des histologistes.

Ils furent formellement démentis par Istvanffi, Dangeard, Grüber (1901), Blakeslee; les méthodes de Léger furent discutées avec sévérité par Harper et, quelques années après le travail de Léger, Davis voulant comparer les Mucorinées aux groupes voisins, au point de vue des phénomènes histologiques de leur reproduction sexuelle, avouait l'ignorance des mycologues en ce qui concernait les Mucorinées.

La découverte des phénomènes intimes de la reproduction sexuée chez les Mucorinées était liée à l'emploi des techniques histologiques les meilleures. C'est en 1906[1] que Dangeard a fait connaître les phénomènes intimes de la reproduction sexuelle chez deux espèces de Mucorinées : *Mucor fragilis* et *Sporodinia grandis*. Les rameaux copulateurs sont envisagés comme des gamétanges et chacun de leurs noyaux représente un gamète. Les noyaux des deux gamétanges étant mis en présence dans la jeune zygospore ils se fusionnent deux par deux à l'exception d'un certain nombre d'entre eux qui, n'ayant pas trouvé à copuler, disparaissent par dégénérescence.

Depuis, Lendner (1908[2,3]) a repris l'étude histologique de *Sporodinia grandis*. Il n'y a pas constaté les phénomènes de fusions multiples et de dégénérescence de noyaux qu'a

décrits Dangeard. Pour lui, la fusion a lieu seulement entre deux gros noyaux dont chacun tire son origine de l'une des deux branches copulatrices. Les deux noyaux qui se fusionnent forment un ensemble que Lendner compare à un synkarion.

Lendner, en étudiant la même espèce que Dangeard, arrive donc à des conclusions tout à fait différentes. Dangeard parle de fusion de gamétanges, Lendner d'union de gamètes. Ni l'un ni l'autre auteur ne nie l'existence de phénomènes sexuels dans la zygospore ; pour tous deux ils se réduisent à un phénomène de karyogamie, mais c'est un phénomène unique pour Lendner, multiple pour Dangeard.

Une étude critique du travail de Lendner montrera combien sont erronés les résultats des recherches histologiques de cet auteur dont nous reconnaissons par ailleurs tout le mérite : Son étude d'ensemble sur les Mucorinées (1908[3]), grâce aux tableaux de détermination et aux diagnoses étendues qu'elle renferme, est appelée à rendre de grands services aux mycologues, surtout aux lecteurs de langue française.

Dans chacun des progamètes (ampoules copulatrices) Lendner observe, « dans de rares cas il est vrai », parmi de nombreux petits noyaux, une masse qu'il « considère comme un des noyaux fécondants ». Dans cette masse, c'est-à-dire dans ce noyau, il distingue, non sans peine, « un double noyau semblable à celui que décrit René Maire dans son travail sur les Basidiomycètes ». La membrane mitoyenne disparue, il observe, de part et d'autre de la position qu'elle occupait, deux gros noyaux renfermant deux masses colorées. Cette fois ces deux masses chromatiques sont des chromosomes.

Plus tard, les petits noyaux se divisent et chacun se montre alors formé de deux masses très rapprochées qui se divisent simultanément. « C'est la division double qui a été observée par Maire pour les noyaux des Basidiomycètes ».

Quant aux deux gros noyaux du centre ils se fusionnent en une masse à quatre corpuscules « correspondant au synkarion de Maire », masse qui devient ensuite à un seul corpuscule.

Lendner nous paraît mal inspiré en recherchant dans les Mucorinées une structure comparable à celle des Urédinées ou des Basidiomycètes. Nos observations sur les noyaux des Mucorinées nous ont montré que ni dans le thalle ni dans la jeune zygospore, où nous avons étudié le noyau au repos et aux divers stades de la mitose, les noyaux n'ont la structure d'un synkarion que leur attribue Lendner.

L'existence des deux gros noyaux copulateurs dans la zygospore de *Sporodinia* n'est pas moins inexacte ainsi que nos observations nous en ont persuadé.

C'est bien à tort que Lendner déclare que le *Sporodinia grandis* est un matériel d'étude favorable ; son étude histologique est au contraire entourée de difficultés dues à la densité du protoplasme des zygospores, au grand nombre et à la petite taille des noyaux qu'il renferme, ainsi qu'à l'huile parfois abondante et aux cristaux de mucorine qu'on y trouve. C'est à ces derniers que nous attribuons l'erreur de Lendner.

Dans une zygospore de *Sporodinia grandis* encore jeune on trouve, dans un protoplasma réticulé-alvéolaire, de très nombreux noyaux ; les uns sont en voie de fusion, d'autres, plus gros, sont des noyaux fusionnés ; enfin il en est de petits en dégénérescence (Pl. X, fig. 1).

Nous n'insisterons pas davantage sur ces phénomènes qui ne sont pas différents de ceux que nous avons rencontrés dans les espèces de *Mucor* précédemment étudiées et qui ont été décrits avec soin dans le travail de Dangeard. Nos observations ont entièrement confirmé les siennes.

Nous signalerons cependant un cas de formation anormale des ornements épineux qui nous a été offert par une zygospore de *Sporodinia grandis* dont les deux gamétanges ont été longtemps séparés grâce à la disparition tardive de la membrane mitoyenne.

ont été longtemps séparés grâce à la disparition tardive de la membrane mitoyenne.

Les premiers épaississements de la membrane se font, comme l'a montré Dangeard, en dedans de la paroi primitive des gamétanges (Pl. X, fig. 1) ; ils manquent de se faire sur la paroi des tympans qui n'a pas exactement la même origine ni le même âge que la paroi des gamétanges. Dans le cas que nous relatons ici, la paroi mitoyenne des deux gamétanges n'était pas résorbée au moment où le dépôt des débuts de l'exospore a commencé à se faire, de sorte que des ébauches d'épines se sont faites aussi bien sur la paroi mitoyenne que sur la paroi simple de la zygospore (Pl. X, fig. 2). Il est à remarquer que c'est aux mêmes endroits de la paroi mitoyenne, de part et d'autre, que les épines se sont formées. Il allait se faire une double azygospore, la dissolution de la membrane mitoyenne s'est produite, d'où l'existence de fragments d'épispore isolés dans le protoplasma (Pl. X, fig. 1).

Ce cas nous montre que la production des épines en tel endroit de la membrane de la zygospore tient à la composition de la membrane en ce point puisque des épines se sont formées au même endroit de part et d'autre de la paroi mitoyenne ; d'autre part, que la formation des azygospores doubles est due à une formation précoce des ornements épineux de la membrane ou, ce qui revient au même, à une formation tardive de la substance qui dissout la membrane mitoyenne

5. *Absidia Orchidis* (Vuill. 1902), Hagem (1907).

Les *Absidia* sont des Mucorinées voisines des *Mucor* dont elles diffèrent en particulier par les filaments circinés ou fulcres qui partent en verticille de l'un ou des deux suspenseurs de la zygospore et surtout par le mode de végétation qui rappelle celui des *Rhizopus* ; les *Absidia* forment, comme les *Rhizopus*, des stolons producteurs de rhizoïdes à leur

contact avec le substratum, mais les sporangiophores naissent non de l'endroit où sont les rhizoïdes mais sur le milieu de l'arc que forme chaque stolon.

Nous étudierons dans le genre *Absidia* les zygospores de deux espèces ; l'une est hétérothallique, c'est *Absidia Orchidis* ; l'autre, *Absidia spinosa*, est homothallique.

Absidia Orchidis a été rencontré en 1888 par Vuillemin sur des racines d'*Orchis* et rapporté (1903) au genre *Tieghemella* que Berlese et de Toni avaient créé (1888) aux dépens du genre *Absidia* Van Tiegh. (1876). Il appartient donc en somme à la section *Tieghemella* du genre *Absidia sensu lato* et nous le désignons avec Hagem (1907) sous le nomd'*Absidia Orchidis*.

Nous avons obtenu très aisément des zygospores d'*Absidia Orchidis* par le semis des deux races + et —. Cette espèce se prête même assez à la préparation d'une culture destinée à illustrer dans un cours l'exposé de la formation des zygospores des Mucorinées hétérothalliques à la rencontre des mycéliums de sexes différents. Les zygospores dessinent des lignes noires nettes au contact des deux mycéliums de signes contraires ensemencés en deux points d'une boîte de Petri renfermant un milieu gélosé sucré.

Une jeune zygospore d'*Absidia Orchidis* a souvent la forme d'un tronc de cône (Pl. X, fig. 3) qu'elle doit à la différence de taille fréquente entre les deux gamétanges qui la produisent. Ses tympans restent longtemps largement perforés au centre. Elle renferme, dans un protoplasme clair à vacuoles irrégulières, des noyaux nucléolés, beaucoup plus gros que ceux des suspenseurs, et qui ne tardent pas à se placer par deux. La figure 3, planche X, la reproduit au moment où se forment les premiers rudiments de l'exospore Ils apparaissent sous forme de plaques au-dessous de la paroi primitive de la zygospore ; ils s'étendent de tous côtés et se rejoignent formant ainsi autour de la zygospore un revêtement continu.

Dans la figure 4, planche X, la zygospore plus âgée que la précédente présente dans son protoplasme vacuolaire des noyaux dont plusieurs offrent les différentes phases de la fusion.

Quand la zygospore est âgée elle renferme de très gros noyaux (noyaux de fusion), des noyaux moyens dont quelques-uns s'apparient, enfin des noyaux en dégénérescence. La figure 5, planche X, montre, parmi ces trois sortes de noyaux, deux petits noyaux au contact que la dégénérescence a frappés au moment où ils se disposaient à copuler.

Nous signalons cette espèce comme l'une des plus favorables à la recherche des corpuscules métachromatiques (Moreau et Mme Moreau, 1913). On les rencontre en très grande abondance dans les zygospores de tous les âges (Pl. XI, fig. 1-2).

Ces corpuscules métachromatiques des zygospores des Mucorinées doivent sans doute être considérés comme des éléments de réserve comme dans les autres cas où ils ont été rencontrés chez les Thallophytes (cf. en particulier Guilliermond (1910) pour les Champignons et Mme Moreau (1913) pour les Algues). L'intérêt de l'existence des corpuscules métachromatiques dans les zygospores des Mucorinées, en particulier dans les zygospores vieilles, c'est-à-dire dans des organes de vie latente, est de s'opposer aux vues de Villard (1903) qui établissent une relation entre l'existence des corpuscules métachromatiques et l'état de vie active de la cellule qui les renferme. La présence de corpuscules métachromatiques, que nous avons signalés en collaboration avec Mme Moreau, chez les écidiospores, les urédospores et les téleutospores des Urédinées, parle également dans le même sens.

Nous avons cherché à voir chez *Absidia Orchidis* comment varient les éléments métachromatiques dans leur nombre, leurs dimensions, leur aspect au cours de la vie d'une zygospore ; nous n'avons obtenu aucun résultat satisfaisant.

6. *Absidia spinosa* Lendner (1907).

Absidia spinosa diffère en particulier de l'espèce précédemment étudiée par la condition homothallique et par l'existence de fulcres circinés sur un seul des suspenseurs de ses zygospores. Cependant nous avons rencontré des zygospores dont les deux suspenseurs portaient exceptionnellement l'un et l'autre des fulcres (Pl. XI, fig. 3).

Nos cultures d'*Absidia spinosa* proviennent des cultures envoyées par Lendner à la Station d'Amsterdam pour la culture des Champignons. Cette précision est rendue nécessaire par la discussion qui s'est élevée entre Lendner et Hagem au sujet de l'identité de l'*Absidia spinosa* Lendner (1907) et de l'*Absidia cylindrospora* Hagem (1907).

Absidia spinosa nous a montré les mêmes phénomènes que les espèces précédentes. Il nous suffira de présenter au lecteur un des stades les plus démonstratifs de l'évolution de ses zygospores. La figure 3, planche XI, montre nettement les trois sortes de noyaux que nous sommes habitués maintenant à rencontrer dans les zygospores au moment où les phénomènes de fusion et les dégénérescences ont atteint un certain nombre de noyaux. Nous avons signalé (Moreau et Mme Moreau, 1913) l'abondance des corpuscules métachromatiques dans cette espèce.

7. *Phycomyces nitens* (Agardh, 1817), Kunze (1823).

Nous avons déjà étudié la structure des sporanges de *Phycomyces nitens*. Ses zygospores se forment, sauf exception (Blakeslee, 1906 [1]), par l'union de deux articles appartenant à des thalles de signes différents et portés par des suspenseurs incurvés d'une façon caractéristique qui rappelle la forme des mors d'une tenaille. Les deux suspenseurs portent des épines dichotomes qui s'intriquent autour de la zygospore.

L'étude de la zygospore de *Phycomyces nitens* offre des difficultés comparables à celles que présente l'étude des

zygospores de *Sporodinia grandis*. Dans les deux cas on a affaire à de très grosses zygospores renfermant un protoplasma dense avec de nombreux noyaux et des cristaux de mucorine.

Nous avons observé très nettement des fusions multiples de noyaux au moment où la zygospore encore jeune s'entourait d'une exospore épineuse (Pl. XI, fig. 4). La formation de cette exospore est, comme chez le *Sporodinia*, assez facile à étudier : il se dépose en dedans de la paroi primitive des gamétanges des épaississements qui s'étendent et se rejoignent. Une endospore doublera plus tard l'exospore.

Les suspenseurs de *Phycomyces nitens* nous ont offert des divisions de noyaux fort nombreuses. Leur protoplasme est généralement moins dense que celui de la zygospore. Les noyaux qu'ils renferment, ainsi que ceux que renferment les fulcres qu'ils produisent, se divisent tous à la fois par mitose (Pl. III, fig. 20-21-22-23-24-25-26).

Ces divisions sont du même type que celles que nous avons rencontrées dans les noyaux du thalle et des jeunes sporanges du même *Phycomyces* et aussi dans le thalle et les zygospores de plusieurs Mucorinées : la division du noyau dans ces organes : thalle, sporanges, jeunes zygospores, semble donc être constamment du même type.

8. *Rhizopus nigricans* Ehrenb. (1818, 1820).

La reproduction sexuelle du *Rhizopus nigricans* présente un intérêt historique considérable. C'est dans cette espèce que pour la première fois Blakeslee (1904, 1906 [2]) a séparé deux races, stériles tant qu'elles restent isolées, productrices de zygospores quand on les cultive en même temps. *Rhizopus nigricans* est donc la première Mucorinée hétérothallique dont on ait reconnu l'existence. La séparation des deux races + et — de *Rhizopus nigricans* constitue une fort belle découverte que son auteur a étendue depuis à plusieurs espèces de Mucorinées.

Cependant la condition hétérothallique du *Rhizopus nigricans* a été mise en doute au moins dans des cas particuliers ou pour certaines lignées de *Rhizopus nigricans.* Signalons d'abord une courte note de Miss Mc Cormick (1911) où elle décrit et figure un cas isolé de conjugaison homothallique dans le *Rhizopus nigricans*. Un filament mycélien se bifurque et ses deux branches concourent à la formation d'une zygospore. C'est par un phénomène analogue que les fulcres issus du même suspenseur de l'*Absidia Orchidis*, que figure Lendner (1908[3]), et que les branches issues d'un même thalle du *Phycomyces nitens*, que figure Blakeslee (1906[1]), ont pu former également des zygospores d'origine homothallique dans ces espèces normalement hétérothalliques.

Namylowski (1906) a signalé l'existence dans ses cultures d'une forme de *Rhizopus nigricans* produisant en abondance des zygospores bien qu'obtenue par le semis d'une spore unique. Ce serait une forme homothallique à moins qu'à son insu Namylowski n'ait introduit dans ses cultures plusieurs spores à la fois parmi lesquelles des spores de signes contraires.

Telle est en effet l'opinion de Blakeslee (1907) qui a réussi à séparer dans les cultures que lui a fournies Namylowski les deux races + et — dont la coexistence explique la production des zygospores.

Il paraît donc établi que sauf dans des cas exceptionnels la production des zygospores de *Rhizopus nigricans* est liée à la mise en présence de deux thalles de sexes différents.

C'est effectivement en faisant des cultures doubles des thalles des deux signes que nous avons obtenu les zygospores dont nous avons fait l'étude histologique. Elles se produisent en abondance quand on se place dans les conditions autrefois indiquées par de Bary (1866) : du pain est stérilisé dans le fond d'un bocal profond ; les deux races de *Rhizopus* sont semées à sa surface ; au bout de quelques jours il se forme en très grande abondance des zygospores noires dans le fond du bocal au contact de sa paroi.

Nous avons été précédé dans l'étude histologique de ces zygospores par Namylowski (1906) et par Miss Mc Cormick (1912).

Namylowski (1906) a constaté la pluralité du nombre des noyaux dans la zygospore mais sans réussir à y observer aucun phénomène de fusion nucléaire.

Depuis, la reproduction sexuelle du *Rhizopus nigricans* a été l'objet d'une étude histologique de la part de Miss Mc Cormick (1912). Miss Mc Cormick considère avec juste raison les deux ampoules copulatrices comme des gamétanges : elle les décrit au début multinucléées.

Tous leurs noyaux, après le mélange des protoplasmes, disparaissent à l'exception de deux d'entre eux qui sont inclus dans un cénocentre. L'auteur présume que ces deux noyaux se fusionnent dans la suite et donnent naissance, plus tard, aux nombreux noyaux qu'elle retrouve dans la zygospore âgée.

Ces résultats, s'ils étaient reconnus exacts, présenteraient un grand intérêt. D'abord ce serait le premier cas cité d'une zygospore présentant une structure sûrement uninucléée. Nous avons bien fait connaître un cas, réalisé dans la zygospore de *Zygorhynchus Dangeardi*, où une réduction du nombre des noyaux sexuels fonctionnels amène généralement à deux, peut-être parfois à un seul, le nombre des noyaux que renferme la zygospore ; mais une réduction qui ramène à l'unité dans tous les cas le nombre des noyaux de la zygospore n'avait jamais été décrite encore dans les Mucorinées.

D'autre part le cénocentre est cité pour la première fois chez les Mucorinées dans le travail de Miss Mc Cormick. Cet organe n'avait jusqu'ici été rencontré que chez les Péronosporées et les Saprolégniées ; sa présence chez les Mucorinées créerait un lien de plus entre ces diverses familles de Phycomycètes.

La singularité même des résultats apportés par Miss

Mc Cormick imposait de ne les accepter qu'avec réserve et engageait à faire une vérification.

Nous avons repris l'étude du *Rhizopus nigricans* et nous sommes parvenus à des résultats qui sont opposés à ceux qu'a fait connaître l'auteur américain. Une note préliminaire a fixé les premiers résultats de nos observations (Moreau, 1913 [1]). Nous les confirmons ici avec plus de détails en les accompagnant de figures démonstratives.

Les deux gamétanges, un peu inégaux comme on le sait, renferment chacun un grand nombre de noyaux. Leur protoplasme à vacuoles irrégulières communique longtemps avec le protoplasma, de structure d'ailleurs différente, des deux suspenseurs (Pl. XIII, fig. 1).

Après la mise en communication des gamétanges les protoplasmes se mélangent : cette fusion n'est pas si complète que les deux moitiés de la zygospore ne conservent pendant quelque temps un aspect un peu différent l'une de l'autre (Pl. XIII, fig. 2).

Leurs noyaux sont assez gros et disposés çà et là dans le protoplasme. Ils ne tardent pas à se placer par deux et à se fusionner. Quelques-uns cependant entrent en dégénérescence.

Au moment où les noyaux se fusionnent les protoplasmes des deux gamétanges ont encore conservé parfois leur différence d'aspect ; peut-être faut-il voir là une preuve d'un mélange encore imparfait et l'indication de la possibilité de fusions entre noyaux appartenant à un même gamétange. (Pl. XIII, fig. 2).

Plus tard la zygospore renferme de très gros noyaux parmi lesquels on trouve pendant quelque temps de tout petits noyaux, derniers vestiges de noyaux dégénérés (Pl. XIII, fig. 3).

Pendant que ces phénomènes ont lieu la zygospore s'entoure d'une double enveloppe : une exospore née, comme chez *Phycomyces*, *Absidia*, *Sporodinia*, à l'intérieur de la

paroi mince de la zygospore, et une endospore formée en dedans de l'exospore.

A aucun moment de son évolution la zygospore de *Rhizopus nigricans* ne connaît la structure uninucléée et ne renferme de cénocentre.

La reproduction sexuelle du *Rhizopus nigricans* suit donc le schéma général de la reproduction sexuelle des autres Mucorinées. L'entente ne saurait d'ailleurs tarder à se faire sur cette question ; les zygospores s'obtiennent facilement et en grand nombre quand on possède les deux races + et — du *Rhizopus nigricans* ; les noyaux sont de grande taille et nous le recommandons vivement, comme matériel d'étude des plus favorables, à l'attention des débutants désireux de se familiariser avec l'histologie des Champignons inférieurs.

9. *Zygorhynchus Bernardi* Moreau (1913[1]).

Les zygospores de *Zygorhynchus* ont une physionomie toute particulière. Les *Zygorhynchus* sont des Mucorinées nettement hétérogames : nous avons bien rencontré et étudié dans les pages précédentes des Mucorinées où l'hétérogamie se manifestait par la différence de taille et de forme des gamétanges ou de leurs suspenseurs, mais nulle part elle ne s'affirme avec autant d'intensité et de constance que dans le genre *Zygorhynchus* (Vuillemin, 1886[2]). L'hétérogamie est vraiment caractéristique de ce genre qui lui doit d'avoir été séparé (Vuillemin, 1903[1]) des *Mucor* auxquels le rattachent tous ses autres caractères.

Cette hétérogamie pourtant est toute morphologique et superficielle car ces Mucorinées sont toutes homothalliques. Aussi Vuillemin a pensé que l'hétérogamie n'était pas chez ces Mucorinées l'expression d'une différenciation sexuelle accusée mais au contraire l'indication d'un acheminement vers la formation d'azygospores, c'est-à-dire vers la disparition de la sexualité.

Ces considérations, fondées sur l'observation de phénomènes extérieurs, donnent un haut intérêt à l'étude intime de ces Mucorinées.

Un intérêt d'un autre ordre s'attache à cette étude. Grüber (1912) a opposé aux résultats que nous avait fournis l'étude histologique de *Zygorhynchus Moelleri* (Moreau, 1911 [1]) des résultats tout différents qui ne tendraient rien moins qu'à faire de la reproduction sexuelle des *Zygorhynchus* un type tout particulier de reproduction sexuelle parmi les Mucorinées et à en faire un terme de passage entre les Mucorinées et les Péronosporées.

Nous avons déjà (1912 [1]) indiqué les raisons qui, en dehors de nos observations personnelles, nous font rejeter l'opinion de Grüber. Nous espérons que cette étude d'ensemble de cinq espèces du genre *Zygorhynchus* ne laissera aucun doute sur cette question.

Cinq espèces de *Zygorhynchus* ont été décrites jusqu'ici. La première, *Zygorhynchus heterogamus*, a été perdue par Vuillemin peu après qu'il l'eût décrite (1886 [2]); *Z. Moelleri* (Vuillemin, 1903 [1]), *Z. Vuilleminii* (Namylowski, 1910) ont été décrites ensuite ; nous avons fait connaître nous-même deux nouvelles espèces sous le nom de *Zygorhynchus Dangeardi* (Moreau, 1912 [2]) et *Zygorhynchus Bernardi* (1) (Moreau, 1913 [4]).

Nous commencerons l'étude des *Zygorhynchus* par cette dernière espèce qui, grâce à ses noyaux relativement gros, offre quelques facilités pour l'étude histologique.

(1) Un grand nombre des espèces de Mucorinées que nous avons cultivées ont été obtenues en ensemençant un milieu sucré gélosé avec de la terre de provenances diverses. Nous avons récolté nous-même ou fait récolter de la terre de forêts. Toutes les fois nous avons obtenu de nombreux Champignons et presque toujours des Mucorinées.

Nous avons à remercier nos correspondants qui ont bien voulu faciliter nos recherches en nous envoyant des échantillons de terre de régions diverses, parfois de régions éloignées (Algérie, Tonkin), en particulier MM. Souché, Maire, Demange, Bourdeau, Humbert, Morin, Jahandiez, Mignier, Lambert, etc.

Zygorhynchus Bernardi possède un mycélium blanc, élevé, qui se cultive avec succès sur carotte et surtout sur pain : il donne sur ce dernier milieu de fort nombreuses zygospores. Celles-ci sont aériennes et formées selon le mode habituel aux *Zygorhynchus* : c'est donc une Mucorinée hétérogame et homothallique ; les deux branches qui copulent proviennent généralement de la bifurcation d'un même rameau ; parfois ce sont deux filaments éloignés ; dans ce dernier cas il arrive que les filaments après s'être rencontrés se recourbent en forme de mors de tenaille, les suspenseurs offrent alors le même aspect que ceux des *Phycomyces* ; cependant l'un reste grêle alors que l'autre grossit. Les zygospores sont généralement sphériques à maturité, elles ont de 32 à 50 μ de diamètre ; elles sont recouvertes d'ornements épineux répartis uniformément à la surface ou disposés en groupes. Les doubles azygospores sont fréquentes. Les sporanges, sphériques, de 18 à 53 μ de diamètre, portés par des pédicelles ramifiés en grappe, sont rares ; leur membrane se brise dans l'eau sans laisser de collerette. Leur columelle est subsphérique, un peu plus large que haute, elle a de 11 à 23 μ de large sur 10 à 20 μ de haut.

Les spores sont lisses, incolores, ovales, et ont 2 μ de large sur 3 μ de longueur. Cette espèce provient de la terre d'un bois de Pins, près de Bazemont (Seine-et-Oise).

Une jeune zygospore de *Zygorhynchus Bernardi* renferme, dans un protoplasme vacuolaire, un certain nombre de noyaux (Pl. XI, fig. 5). Ces noyaux sont un peu plus gros que ceux des suspenseurs. Quand la zygospore s'est entourée d'une exospore la plupart se placent deux par deux et se conjuguent (Pl. XI, fig. 6-7). A un stade ultérieur la zygospore ne renferme plus que de gros noyaux de copulation (Pl. XI, fig. 8). Le nombre des noyaux qui dégénèrent est relativement restreint.

L'histoire nucléaire de cette zygospore est donc la même que celle de toutes les Mucorinées étudiées jusqu'ici.

L'hétérogamie accusée n'a rien introduit dans les phénomènes intimes dont la zygospore est le siège ; elle n'a en aucune façon atteint les phénomènes sexuels profonds, à savoir les karyogamies sexuelles qui, chez cette espèce hétérogame, ont des caractères identiques à celles des Mucorinées où l'isogamie est strictement réalisée. La sexualité chez les *Zygorhynchus* ne présente donc aucun caractère de dégradation.

10. *Zygorhynchus Vuilleminii* Namyl. (1910)

Zygorhynchus Vuilleminii est également une Mucorinée du sol.

Zygorhynchus Vuilleminii présente dans ses zygospores les mêmes phénomènes nucléaires que *Z. Bernardi* ainsi qu'en témoignent les figures 1-2-3, planche XII.

Dans cette espèce, comme dans la précédente, la zygospore est formée de la fusion de deux gamétanges plurinucléés dont la plupart des noyaux se fusionnent deux par deux alors que les autres entrent en dégénérescence.

Après avoir ainsi constaté la similitude des phénomènes sexuels dans deux espèces de *Zygorhynchus* et dans les espèces de Mucorinées que nous avons étudiées jusqu'ici, nous sommes en mesure d'entreprendre l'étude du *Zygorhynchus Moelleri* dont les recherches de Grüber (1912) ont fait une espèce litigieuse.

11. *Zygorhynchus Moelleri* Vuill. (1903[1]).

L'étude histologique du *Zygorhynchus Moelleri* a été tentée pour la première fois par Lendner (1908[3]) qui y a rencontré de nombreux noyaux ne montrant aucune trace de phénomènes sexuels. Nous avons indiqué (1912) que ceux-ci sont essentiellement les mêmes que chez deux autres espèces de *Zygorhynchus* et que chez les autres Mucorinées. Les figures 4-5, planche XII, montrent les fusions de noyaux dans une jeune zygospore de cette espèce. Grüber (1912) en étudiant la même espèce est parvenu à des résultats totalement différents des nôtres.

Nous avions décrit la zygospore comme naissant de l'union de deux gamétanges inégaux séparés chacun d'un des deux suspenseurs. Pour Grüber, la séparation en deux compartiments inégaux est le fait d'une cloison éphémère qui s'établit au travers d'une zygospore d'abord indivise et produite entièrement par l'une des branches copulatrices, la branche la plus petite.

Celle-ci est une branche femelle qui fournit une zygospore ou organe femelle ; cet organe femelle doit subir une fécondation ; elle a lieu grâce au passage, à travers un pertuis du grand tympan de la zygospore, d'une masse de protoplasme venue du plus gros des suspenseurs qui, par suite, est un organe mâle. Le protoplasme fécondant entraîne avec lui une trentaine de noyaux ; des fusions par paires ont lieu entre ceux-ci et les noyaux de la zygospore.

La reproduction sexuelle du *Zygorhynchus Moelleri* se présente donc d'après Grüber sous des traits notablement différents de ceux des zygospores des autres Mucorinées ; 1° elle rappelle la fécondation d'une oospore d'Oomycète, aussi Grüber attribue-t-il au *Zygorhynchus Moelleri* une place spéciale parmi les Mucorinées qu'il relie aux Oomycètes.

Est-il utile d'insister sur l'invraisemblance de la conception de Grüber ?

Toutes les Mucorinées que nous venons d'étudier, au nombre de onze espèces dont deux espèces de *Zygorhynchus*, présentent les mêmes phénomènes histologiques, le même mode de formation. Seul le *Zygorynchus Moelleri* ferait exception ; sa zygospore se ferait d'une autre façon que celle des espèces du même genre, que celle des espèces du genre voisin, le genre *Mucor*, dont seule l'hétérogamie le sépare.

Comme pour mieux mimer les autres zygospores des Mucorinées elle présenterait même, dans son jeune âge, une cloison transversale éphémère !

Qu'est-ce d'autre part que cet organe mâle que rien ne sépare du thalle ?

Toute la description des phénomènes sexuels de *Zygorhynchus Moelleri* qu'a donnée Grüber relève d'une haute invraisemblance. Il est permis de s'en étonner quand on considère que Grüber a été l'un des premiers à décrire avec exactitude (1901) quelques-uns des stades de la zygospore de *Sporodinia grandis*.

Cette invraisemblance admise, les *Zygorhynchus* perdent la place que leur attribuait Grüber entre les Mucorinées et les Oomycètes. L'étude que nous allons faire maintenant d'une autre espèce de *Zygorhynchus* montrera que ce genre *Zygorhynchus* occupe cependant une place à part parmi les Mucorinées en nous montrant comment s'est faite au sein de cette famille l'évolution de la gamétangie (1).

12. *Zygorhynchus Dangeardi* Moreau (1912 [2]).

Zygorhynchus Dangeardi, dont nous avons donné la diagnose dans le Bulletin de la Société Botanique de France, en 1912, termine notre étude de la reproduction sexuelle chez les Mucorinées.

Zygorhynchus Dangeardi se présente avec un mycélium blanc, assez souvent ras, n'atteignant pas généralement un demi-centimètre de hauteur. Les cultures blanches quand elles sont jeunes deviennent en quelques jours grises, puis noires, au fur et à mesure qu'apparaissent et que vieillissent les zygospores.

Les sporanges portés sur des pédicelles ramifiés ne sont jamais très abondants ; ils sont jaunâtres, sphériques, leur diamètre est de 25 à 65 μ. Leur membrane se brise dans

(1) Grossmann (1911) a étudié les zygospores de *Zygorhynchus Moelleri* et leur mode de formation. Malheureusement nous n'avons pas eu entre les mains son travail que nous ne connaissons que par une analyse de Ramsbotton (1911). Nous ignorons si ses conclusions sont une confirmation de nos recherches ou de celles de Grüber.

l'eau à maturité en laissant une collerette. La columelle est plus large que haute, lisse, susjacente, de 12 à 32 μ de hauteur sur 12 à 36 μ de largeur. Les spores sont incolores, ovales, elles ont de 2 à 5 μ de long sur 2 à 4 μ 5 de large.

Les zygospores, aériennes, généralement sphériques, de 18 à 48 μ de diamètre, sont formées par hétérogamie et selon le mode homothallique ; jaunâtres quand elles sont jeunes, elles deviennent noires à maturité. Leurs ornements sont épineux et dispersés uniformément à leur surface.

Zygorhynchus Dangeardi a été obtenu du semis d'un *Peltigera* mélangé de sable récolté dans la forêt de Fontainebleau près de Bois-le-Roi ; nous l'avons retrouvé à deux reprises dans la même localité. Notre récolte de 1911 nous a procuré le matériel sur lequel nous avons fait l'étude histologique qui suit. Celle de 1912 nous a fourni les cultures que nous avons envoyées à la « Station d'Amsterdam pour la culture des Champignons ».

Toutes les Mucorinées que nous avons observées jusqu'ici ont présenté dans le mode de formation de leurs zygospores une grande similitude. Qu'il s'agisse de Mucorinées isogames ou de Mucorinées hétérogames, homothalliques ou hétérothalliques, partout, et y compris chez les espèces en litige : *Sporodinia grandis*, *Rhizopus nigricans*, *Zygorhynchus Moelleri*, nous avons rencontré les mêmes phénomènes. Toujours la zygospore résulte de la fusion de deux articles plurinucléés qui ont la valeur de gamétanges. Partout elle s'est montrée le siège de fusions de noyaux et de dégénérescence nucléaire. Dans toutes les espèces étudiées jusqu'ici ces phénomènes se sont reproduits simultanément alors que la zygospore était jeune encore.

Zygorhynchus Dangeardi nous offre une exception remarquable.

Ses zygospores naissent, comme chez toutes les Mucorinées, de la fusion de deux articles. Nous avons suivi de près les premiers débuts de cette zygospore et nous avons

récemment exposé les résultats d'une de nos observations (Moreau, 1912 [3]).

Elles ont été faites dans les conditions suivantes :

Nous avons suivi au microscope la destinée de deux filaments qui nous paraissaient vouloir ébaucher une copulation.

Des expériences préalables nous ayant appris que la formation des zygospores est hâtée par la lumière, nous éclairons vivement la culture pour diminuer la durée de nos observations. Dans l'une d'elles, à 2 h. 35 de l'après-midi, nous avons dessiné à la chambre claire l'aspect de deux filaments au contact (Pl. XII, fig. 6) ; l'un est plus gros que l'autre et s'appuie par son extrémité sur le flanc de ce dernier.

A 4 heures, une cloison s'est faite dans la branche la plus grosse séparant à son extrémité un article terminal (Pl. XII, fig. 7). Aucune cloison n'existait encore dans l'autre filament ; il a fallu attendre à 5 h. 55 pour voir ce dernier se cloisonner à son tour (Pl. XII, fig. 8).

Cette observation présente un double intérêt :

Elle montre d'abord que les deux articles dont est formée une jeune zygospore de *Zygorhynchus Dangeardi* ne se forment pas aux extrémités de deux branches éloignées l'une de l'autre comme on l'enseigne dans les cours et comme on l'indique dans les traités classiques.

Nous nous associons sur ce point aux conclusions de Lendner (1910) qui, chez plusieurs espèces de Mucorinées, a décrit la zygospore comme le résultat du contact de deux filaments non différenciés, suivi du cloisonnement de leurs extrémités, et ultérieurement de leur différenciation.

Il faut joindre aux observations de Lendner et à celles que nous venons de rapporter chez *Zygorhynchus Dangeardi* des observations analogues que nous avons faites sur quelques autres espèces de Mucorinées. Si on tient compte des figures publiées par divers auteurs (Blakeslee, Hagem)

et qui parlent dans le même sens, le nombre est déjà grand des observations qui apportent une correction au processus classique de la fusion de deux renflements séparés du thalle et cheminant l'un vers l'autre grâce à une attraction à distance.

L'intérêt de l'observation des stades juvéniles de la formation de la zygospore de *Zygorhynchus Dangeardi* est aussi de confirmer, s'il est encore nécessaire, la généralité du mode de formation de la zygospore par la fusion de deux articles. Elle n'est pas faite par un seul des filaments à l'exclusion de l'autre ; tous deux prennent part à sa formation.

Cette observation précise sur une espèce de *Zygorhynchus* voisine de *Z. Moelleri* exagère encore l'invraisemblance de l'interprétation que Grüber a donnée de la zygospore de cette dernière espèce.

Les deux articles qui se fusionnent sont deux gamétanges plurinucléés. La jeune zygospore renferme donc, comme celle des autres *Zygorhynchus*, un grand nombre de noyaux.

La zygospore acquiert les ornements de son exospore sans qu'aucun phénomène de fusion intervienne. Néanmoins la dégénérescence commence bientôt et se poursuit ensuite atteignant presque tous les noyaux. Quelques-uns seulement sont épargnés ; ils grossissent de plus en plus au fur et à mesure que les autres disparaissent autour d'eux. (Pl. XII, fig. 9). Finalement il n'en reste que quatre (Pl. XII, fig. 10) qui se placent deux par deux et copulent (Pl. XII, fig. 11).

A ce moment la zygospore est déjà vieille et dépose en dedans de son exospore une endospore épaisse.

A un stade ultérieur les fusions sont accomplies et il ne reste plus que deux noyaux de copulation. (Pl. XII, fig. 12).

Nous sommes assurés que quatre noyaux sexuels sub-

sistent car nous les avons souvent rencontrés à la fois dans une même coupe de zygospore, soit séparés, soit pendant les diverses phases de leur fusion.

Nous avons aussi rencontré, dans nos coupes de zygospores, deux noyaux sexuels seulement ou un seul noyau de fusion. Nous pensons que dans quelques cas la réduction du nombre des noyaux fonctionnels peut aller jusqu'à deux, mais ce n'est qu'une présomption car les deux autres peuvent, dans des coupes, se trouver dans une section voisine.

Avec ces caractères, *Zygorhynchus Dangeardi* s'oppose aux autres *Zygorhynchus* et aux autres Mucorinées. Dans ces derniers cas les fusions sont précoces, nombreuses ; les dégénérescences sont peu abondantes. Chez *Zygorhynchus Dangeardi* les dégénérescences deviennent prépondérantes; les fusions sont tardives et rares : leur nombre est réduit à deux et peut-être à l'unité.

Nous pensons que les caractèresspéciaux de *Zygorhynchus Dangeardi* sont des caractères d'évolution. De même que chez les *Albugo* (Stevens, 1901) l'évolution s'est faite par la réduction à l'unité des noyaux de copulation de leurs oospores, de même chez les Mucorinées elle s'est produite à partir de zygospores où les fusions sont précoces et nombreuses, où tous les noyaux, ou presque tous, sont fonctionnels ; elle les a transformées en zygospores où la dégénérescence atteint la plupart des noyaux et où le caractère de noyau sexuel fonctionnel n'est celui que de quelques noyaux privilégiés.

Retenons le caractère tardif des fusions de ces zygospores évoluées. C'est toujours le même phénomène de retard qui, dans la reproduction sexuelle comme dans la reproduction asexuelle, est un des traits essentiels de l'évolution. Grâce à lui, *Zygorhynchus Dangeardi* nous apparaît comme l'une des Mucorinées les plus hautement évoluées.

Addition au chapitre III

Depuis la rédaction du chapitre qui précède il est venu à notre connaissance trois publications relatives à quelques-uns des faits importants qu'il renferme.

Dans l'une M[me] A. Breslauer (1912), étudiant la biologie du *Mucor hiemalis*, signale quelques différences d'ordre cultural entre les deux races + et —, et confirme, pour cette espèce, les observations de Lendner (1910) et les nôtres sur la mise en contact des branches copulatrices antérieurement à la séparation des articles destinés à se fusionner.

D'autre part Atkinson (1912) a donné de l'appareil zygosporé de *Zygorhynchus Moelleri* et de *Z. heterogamus* une interprétation tendant à l'assimiler aux aspects offerts par les jeunes périthèces de *Monascus*. L'un des articles de la zygospore est un article femelle, l'autre est un trichogyne comparable à celui des *Monascus*. Cette manière de voir ne mérite pas plus de créance que celle de Grüber que nous avons précédemment étudiée. Les recherches que nous avons faites sur quatre espèces de *Zygorhynchus*, tant au point de vue des phénomènes morphologiques de la formation de leurs zygospores qu'à celui des phénomènes histologiques dont elles sont le siège, nous permettent de maintenir d'une manière formelle que les uns et les autres sont essentiellement les mêmes que chez toutes les autres Mucorinées. Nous n'insisterons pas davantage, Atkinson reconnaissant lui-même l'erreur qu'il a commise, ainsi qu'en témoigne une lettre adressée par lui à Blakeslee et en partie publiée par ce dernier (Blakeslee, 1913).

Enfin, tout récemment, Blakeslee (1913) a apporté une con-

firmation à nos recherches : comme nous l'avions déjà fait (Moreau, 1912[3]) pour *Zygorhynchus Dangeardi*, il a dessiné à la chambre claire les divers aspects que présente successivement un jeune appareil zygosporé de *Zyg. Moelleri* et de *Zyg. heterogamus*. Ses figures, tout à fait comparables aux nôtres, conduisent aux mêmes conclusions : chez les *Zygorhynchus*, contrairement à l'opinion de Grüber et d'Atkinson, la zygospore naît de la fusion de deux articles séparés à l'extrémité de deux branches copulatrices après le contact de ces dernières.

Nous sommes heureux d'enregistrer la confirmation qu'apporte à nos recherches la grande autorité de Blakeslee en matière de Mucorinées ; il nous semble qu'il ne doive plus y avoir de doute pour personne sur l'interprétation réelle des zygospores de *Zygorhynchus* ; il n'est plus possible de persister dans les erreurs des dernières années sur la formation de ces zygospores, erreurs que nous avons été le premier à relever et à combattre (Moreau, 1912 [1,2,3], 1913[4]).

CHAPITRE IV

L'ÉVOLUTION NUCLÉAIRE DES MUCORINÉES.

L'évolution nucléaire d'un être vivant est l'histoire de cet être racontée au point de vue spécial de ses noyaux : divisions nucléaires, karyogamies, dégénérescences, réductions chromatiques en sont les principaux épisodes.

Reprenons donc les principaux faits de l'histoire d'une Mucorinée en nous plaçant au point de vue de son histoire nucléaire.

Le thalle renferme des noyaux multiples se divisant ensemble par mitose et, dans tous les cas observés, renfermant deux chromosomes. Des amitoses y sont aussi rencontrées.

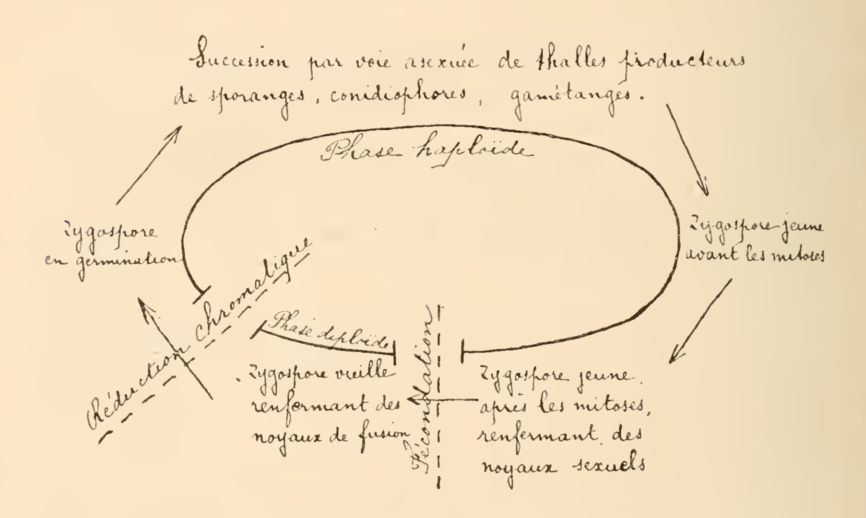
Dans les columelles nous avons rencontré des amitoses et des karyogamies sans signification sexuelle : ce sont là des karyogamies accidentelles. D'autres karyogamies ont lieu dans les zygospores; celles-ci relèvent d'un phénomène régulier. Ce sont des karyogamies sexuelles ; elles sont précédées de mitoses à deux chromosomes et accompagnées de dégénérescence.

Ces fusions transforment les noyaux à deux chromosomes en noyaux à quatre chromosomes. Une réduction chromatique doit intervenir ; elle n'a pas lieu, nous l'avons constaté, au moment des mitoses préliminaires des fusions ; c'est donc dans la zygospore en germination qu'il faudra la cher-

cher. Faute de matériel favorable nous ne l'avons pas observée mais, *à priori*, nous sommes assuré qu'elle a lieu à la germination de la zygospore.

Le cycle évolutif d'une Mucorinée comprend donc deux phases fort inégales : une phase haploïde (à deux chromosomes) et une phase diploïde (à quatre chromosomes) : cette dernière n'a lieu que dans la vieille zygospore, l'appareil végétatif n'a pas de phase diploïde.

L'histoire nucléaire complète d'une Mucorinée peut donc se résumer dans le tableau suivant :



Une comparaison, à ce point de vue, des Mucorinées avec les plantes supérieures est très instructive :

1° Chez les plantes supérieures relativement évoluées (Fougères) les deux phases haploïde et diploïde sont bien développées. Elles se confondent respectivement avec les tronçons gamétophyte et sporophyte.

Les Mucorinées nous enseignent que ces deux tronçons peuvent appartenir à la même phase haploïde. Elles nous apprennent à ne pas confondre les termes haplophase et gamétophyte, diplophase et sporophyte. Ces termes ne sont

synonymes que chez les plantes supérieures grâce à la correspondance des états qu'ils désignent. Cette correspondance n'est pas primitive ; elle résulte de la régularisation de la succession des tronçons gamétophyte et sporophyte et de leur superposition aux phases haploïde et diploïde.

2° La formation des gamètes des plantes supérieures et des animaux est précédée d'une réduction chromatique. La fécondation apparaît chez eux comme la conséquence de la réduction chromatique, les gamètes comme des demi-noyaux.

Les Mucorinées nous montrent au contraire que les noyaux des gamètes sont identiques à des noyaux ordinaires et elles nous présentent la réduction chromatique comme la conséquence de la fécondation. *A fortiori* ne considérerons-nous pas, avec Le Dantec, les gamètes comme des éléments morts, puisque nous les voyons identiques aux éléments du thalle chez les Mucorinées.

Ces considérations montrent l'intérêt que présente pour les biologistes l'étude des êtres inférieurs puisqu'elle les oblige à modifier, parfois d'une manière profonde, les théories qu'ils avaient fondées sur l'observation des êtres les plus évolués.

CHAPITRE V

LES AFFINITÉS DES MUCORINÉES.

Il convient maintenant de tirer parti des connaissances que nous venons d'acquérir sur le thalle des Mucorinées, leurs organes de reproduction asexuelle, de reproduction sexuelle, et sur leur évolution nucléaire pour chercher à éclairer la question de leurs affinités.

A en juger par leur évolution nucléaire, ce sont des êtres encore primitifs puisqu'ils manquent d'une diplophase étendue, mais combien ils paraissent évolués parmi les êtres primitifs quand on considère leurs divers caractères : une structure cénocytique que nous pensons acquise au cours de l'évolution, des sporanges aériens producteurs de spores immobiles, des conidiophores parfois très évolués puisque dans certains d'entre eux les conidies ne sont plus fonctionnelles et se comportent comme productrices de spores internes, des gamétanges qui ne donnent plus de gamètes, des mitoses qui retardent la formation des noyaux sexuels, des dégénérescences qui réduisent le nombre des noyaux sexuels fonctionnels, autant de caractères dont aucun n'est primitif et dont quelques-uns sont le résultat d'une longue évolution.

Tous ces traits évolués conviennent mal à un groupe que Brefeld place à la base de tous les Champignons ; ce n'est certes pas là que nous placerons les Mucorinées.

Une association s'est imposée à tous les mycologues, c'est celle des Mucorinées avec les Péronosporées et les Saprolégniées. Ces trois groupes se ressemblent plus par la structure de leur thalle et leur reproduction sexuelle que par leur reproduction asexuelle. Celle-ci a des caractères différents dans les trois familles : les sporanges des Saprolégniées ont conservé des caractères primitifs ; la reproduction asexuelle des Péronosporées et des Mucorinées réalise des adaptations différentes à la vie aérienne.

Par contre la reproduction sexuelle crée un lien étroit entre elles : les trois groupes possèdent des gamétanges ; mais alors que les gamètes s'individualisent parfois chez les Saprolégniées ils ne le font plus chez les Péronosporées et ils ne sauraient le faire chez les Mucorinées où la formation des noyaux sexuels est retardée après la fusion des gamétanges. Grâce à ce retard, la reproduction sexuelle des Mucorinées paraît plus évoluée que celle des deux autres familles alors que les Saprolégniées se présentent avec des traits encore primitifs.

Il ne faut point en conclure que les trois familles des Saprolégniées, Péronosporées et Mucorinées, parce qu'elles réalisent trois degrés différents de l'évolution, descendent directement les unes des autres. Il est sans doute plus exact de dire que ce sont trois rameaux, inégalement évolués, divergeant à partir d'un ancêtre commun.

Quel est cet ancêtre ?

Il n'est point vraisemblable de le chercher parmi les Schizophytes où Brefeld place l'origine des Mucorinées.

Mieux fondée est l'opinion de de Bary qui le trouve parmi les Algues Siphonées, par conséquent au voisinage des Vaucheries. La première partie de travail, consacrée aux Vaucheries, nous a en effet fait connaître des dispositifs qui, dans leurs organes de reproduction sexuée, ne sont point sans analogie avec la gamétangie des Mucorinées et des Champignons voisins. Si on considère le caractère évolué du

gamétange femelle des Vaucheries, à certains points de vue plus évolué que ceux des Mucorinées puisqu'un seul noyau sexuel y persiste, le caractère également évolué du sporange, on comprendra que l'ancêtre Siphoné des Champignons Siphomycètes n'est pas dans les Vaucheries mais doit être plutôt cherché parmi les ancêtres des Vaucheries elles-mêmes. Malheureusement l'origine des Vaucheries est obscure. On invoque généralement notre ignorance des formes d'Algues qui leur ont donné naissance ; ne serait-ce point que l'ancêtre commun aux Vaucheries et aux Phycomycètes était un Champignon ?

Quoi qu'il en soit une autre opinion, qui a le mérite de placer les ancêtres communs des Péronosporées, Saprolégniées, Mucorinées dans un groupe d'êtres connus, est celle de Dangeard qui considère les Chytridinées comme la souche de ces trois familles de Champignons.

Par la diversité des manières d'être des espèces qui la constituent la famille des Chytridinées a tous les caractères d'un groupe nodal, souche de nombreux autres. Quelques-uns de ses représentants sont unicellulaires, d'autres ont une structure cénocytique ; ici les sporanges émettent des spores, là l'émission manque de se faire et le sporange reste indivis ; ici les gamètes sont émis à l'extérieur et copulent par deux, ailleurs il y a mise en communication des gamétanges. On y trouve des formes primitives auprès de formes déjà évoluées et présentant les caractères d'évolution qu'on trouve accentués dans les autres familles de Champignons. Cette variété dans les types de Chytridinées, dans les modalités de leurs reproductions sexuée et asexuée est un des arguments les plus séduisants en faveur d'une descendance commune des Champignons à partir des Chytridinées.

Après avoir reconnu dans les Chytridinées la souche des Mucorinées il nous faut maintenant nous renseigner sur leur descendance. A ce point de vue Brefeld retient son attention sur les organes de reproduction asexuée des Muco-

rinées ; ces organes ont été transmis par elles, croit-il, aux Ascomycètes et aux Basidiomycètes : les premiers ont hérité des sporanges et des conidies, les derniers ont reçu les seules conidies. Les sporanges sont conservés dans les asques des Ascomycètes, les conidies dans les basides. Nous verrons que ces organes méritent une autre assimilation et que ce ne sont pas de simples appareils de reproduction asexuelle. Nous avons fait ressortir, en étudiant la formation des spores dans les sporanges des Mucorinées, les différences qu'elle offre avec la production des ascospores. D'ailleurs la possession commune de conidies, parfois portées par des conidiophores semblables, est un argument puissant pour affirmer une parenté entre les Champignons qui les possèdent.

De Bary a été au contraire frappé de la ressemblance des gamétanges des Mucorinées et des familles voisines avec des organes analogues des Champignons supérieurs, et il a fondé sur cette comparaison une théorie de la phylogénie des Champignons supérieurs aux dépens des Phycomycètes qui leur ont transmis leur reproduction sexuée.

Nous verrons ce qu'il y a de juste dans l'idée de de Bary ; pour le moment remarquons que, à bien des points de vue, les gamétanges des Mucorinées, ceux des Péronosporées et même ceux des Saprolégniées sont trop évolués pour avoir fourni les organes que de Bary interprétait comme des organes sexuels chez les Ascomycètes. La possession d'organes comparables témoigne d'une commune origine et c'est encore chez les Chytridinées qu'il convient d'aller la chercher.

De ce qui précède il résulte que les Mucorinées tirent leur origine des Chytridinées, et, parmi elles, des Chytridinées où la reproduction sexuelle se fait par l'union de deux gamétanges. En même temps qu'elles, prennent naissance plusieurs groupes importants : Péronosporées, Saprolégniées, Champignons supérieurs. Une parenté plus directe de ces divers groupes avec les Mucorinées est incompatible avec leurs caractères de Champignons relativement très évolués

TROISIÈME PARTIE

CHAMPIGNONS SUPÉRIEURS

Nous avons étudié, dans les pages qui précèdent, l'évolution de la reproduction sexuelle et de la reproduction asexuelle chez les Mucorinées, et nous avons indiqué incidemment qu'une évolution parallèle a semblablement affecté les organes reproducteurs des autres Phycomycètes.

Nous voulons dans cette troisième partie prendre pour point de départ les dispositifs les plus évolués que nous ont offerts ces Champignons et les suivre jusqu'au terme ultime de leur évolution ultérieure chez les Champignons supérieurs. Cette troisième partie se montre donc comme la suite naturelle de la seconde.

Nous n'étudierons pas un grand nombre d'exemples; il nous suffira de montrer sur un petit nombre de cas que les règles qui ont présidé aux transformations des organes reproducteurs des Champignons inférieurs sont aussi celles qui ont dirigé leur évolution chez les Champignons supérieurs.

Nous étudierons donc chez ces derniers quelques cas de reproduction asexuelle (A) puis quelques exemples de reproduction sexuelle (B).

A. – Reproduction asexuelle.

1. — *Spores externes.*

La grande généralité des spores des Ascomycètes, si on met à part les spores endogènes nées dans les asques, sont

des spores externes, des conidies : les appareils qui les produisent, les conidiophores, présentent des degrés divers de différenciation ; nous en avons déjà rencontré des exemples au cours de ce travail. Le principal intérêt de cette partie de notre étude est d'établir un rapprochement entre les conidiophores que nous avons étudiés chez les Mucorinées et ceux que nous offrent les Champignons supérieurs.

Un type simple de conidiophore nous a été offert par les *Cunninghamella* ; nous avons considéré qu'il dérive d'un sporange grâce au retard de la séparation de ses spores qui, au lieu de se faire à son intérieur, ont bourgeonné à sa périphérie.

Ce stade primitif de conidiophore est réalisé chez plusieurs Champignons supérieurs, spécialement chez les formes qui avoisinent le genre *Œdocephalum*. Certains *Œdocephalum* sont (Vuillemin, 1886 [1] ; Costantin, 1888 ; Brefeld, 1891, 1892 ; Matruchot, 1903 ; Schmidt, 1909) des formes imparfaites de Pezizinées et de Polyporées qui se trouvent donc posséder les mêmes formes conidiennes que certaines Mucorinées. Tous ces Champignons possèdent des formes conidiennes qui sont arrivées au même stade de leur évolution. On comprend dans ces conditions l'hétérogénéité que nous avons récemment attribuée (Moreau, 1913 [5]) aux genres œdocéphalés puisque le caractère qui leur est propre est moins un caractère de groupe naturel que l'expression d'une même étape phylogénique des organes de la reproduction asexuée.

Quoi qu'il en soit, les *Cunninghamella*, les *Œdocephalum*, les *Rhopalomyces*, les *Cephalomyces* et sans doute aussi les *Gonatobotrys*, les *Prachtflorella*, etc., réalisent un type de conidiophore très peu évolué.

Nous avons étudié chez le *Syncephalastrum* une modification de ce type primitif : les conidies portées sur leur tête renflée ne sont plus fonctionnelles ; grâce à un nouveau retard dans la formation des éléments reproducteurs elles

donnent naissance, à leur intérieur, à des spores internes. Quelque chose de tout à fait analogue a eu lieu chez les Champignons supérieurs.

Chez les *Aspergillus* la tète renflée du conidiophore donne une série de bourgeons périphériques qui naissent comme des conidies, le conidiophore des *Aspergillus* passe donc par un stade œdocéphalé. Chacun des bourgeons n'est cependant pas une conidie ; Vuillemin (1910 [1,2]) l'appelle une phialide. Grâce à un retard dans la formation des spores elle ne fonctionne pas elle-même comme une conidie, elle donne naissance à des spores comme la baguette sporogène des *Syncephalastrum*. Ces spores ne se font pas à l'intérieur de la phialide — comme elles se font à l'intérieur de la baguette sporogène chez le *Syncephalastrum* — elles sont externes et sont produites en chaînettes.

Dans cette manière de voir, la phialide d'un *Aspergillus* a pour origine une conidie ; elle est homologue d'une baguette sporogène de *Syncephalastrum*. Un retard nouveau peut faire que la phialide primitive d'*Aspergillus* donne, non des conidies, mais de nouvelles phialides : le cas est réalisé chez *Sterigmatocystis*.

Un fait analogue existe aussi chez les *Syncephalis* où la tète ne porte pas toujours directement les baguettes sporogènes mais en est séparée par un article intermédiaire.

Un retard dans la reproduction asexuelle a donc transformé le sporange primitif en un conidiophore œdocéphalé et celui-ci est un conidiophore porteur de baguettes sporogènes ou de phialides productrices de conidies.

Dans des conidiophores plus évolués on assiste à la disparition complète des dernières traces du sporange primitif ; c'est ainsi que la fructification des *Citromyces* paraît relier celle des *Aspergillus* à la fructification des *Penicillium*. On comprend qu'une transformation plus complète ait effacé les derniers vestiges des formes primitives de la reproduction asexuelle.

Nous avons observé chez *Rhizopus ramosus* des passages graduels d'une ramification ayant pour origine l'avortement d'un renflement sporangial en une ramification n'en présentant aucune trace ; le même phénomène a donné naissance aux appareils conidiophores les plus évolués chez les Ascomycètes.

On considérera donc comme primitives les formes où le sporange non fonctionnel subsiste sous forme d'une vésicule produisant immédiatement des conidies. On attribuera aux conidiophores un caractère d'évolution d'autant plus grande que les spores sont plus tardivement produites. Enfin seront très évoluées les espèces où tout vestige d'un renflement sporangial aura disparu. La classification des *Imperfecti* mérite d'être reprise tout entière en se fondant sur les principes de classification que nous venons d'indiquer.

2. — *Spores internes.*

Nous laisserons de côté dans cette étude les ascospores qui nous apparaîtront plus tard comme différentes des spores qui relèvent de la reproduction asexuelle. Les ascospores ainsi éliminées, les spores internes sont assez rares chez les Champignons supérieurs. C'est que chez eux aucune espèce ne possède de sporanges analogues à ceux des Mucorinées.

C'est pourtant à un type rencontré chez les Mucorinées que nous rapporterons les spores internes que possèdent certains Ascomycètes. Nous avons vu en effet deux sortes de spores internes chez les Mucorinées : les unes naissent dans des sporanges ; les autres, celles des *Syncephalastrum*, sont produites dans des organes dérivés des sporanges. Ce sont ces dernières qu'on retrouve chez quelques Ascomycètes et en particulier chez *Thielavia basicola* Zopf. (1876) (1891).

Thielavia basicola est un Ascomycète qui possède deux

sortes de spores : les unes à membrane brunâtre sont des conidies, les autres reçoivent parfois le nom de conidies endogènes, ce qui constitue un non-sens : ce sont des spores internes. Elles naissent dans des tubes assez semblables à ceux du *Syncephalastrum* et, comme les spores de *Syncephalastrum*, elles sont produites par une condensation du protoplasma autour des noyaux. Chaque tube fournit ainsi plusieurs spores uninucléées qui sont rejetées par son extrémité. Sauf l'expulsion des spores, ce sont les caractères des baguettes sporogènes des *Syncephalastrum*.

Chez les *Syncephalastrum* elles sont portées par une tête renflée qui permet de reconnaître leur exacte signification. Chez le *Thielavia basicola* cette tête a disparu comme elle a disparu dans les conidiophores ; la formation de tubes sporogènes portés directement par le thalle est un état d'évolution comparable à celui d'un phialophore rudimentaire de *Spicaria* lorsque la phialide, solidaire sur le thalle, produit à son extrémité un chapelet de conidies.

La même interprétation s'applique sans doute aux spermaties bacilliformes nées au voisinage des périthèces de *Pixidiophora asterophora* et dont on a voulu faire, à tort pensons-nous, le vestige d'un appareil reproducteur mâle, et sans doute aussi les quelques autres cas de spores internes connus chez les Ascomycètes. Les règles qui ont dirigé l'évolution de la reproduction asexuelle des Mucorinées sont donc aussi celles qui ont orienté celle des Champignons supérieurs.

B. — **Reproduction sexuelle.**

Nous venons de voir comment, dans la reproduction asexuelle, un retard dans la formation des spores a amené la transformation du sporange en un conidiophore et comment, dans les conidiophores les plus évolués, toute trace du sporange primitif avait disparu.

Une semblable évolution a affecté la reproduction sexuelle. Un retard dans la formation des noyaux sexuels fonctionnels se manifeste déjà dans les gamétanges des Péronosporées, des Saprolégniées et des Mucorinées par l'existence d'une ou de plusieurs mitoses préliminaires.

Nous avons considéré comme des Mucorinées très évoluées celles où la fusion des noyaux sexuels était la plus tardive. Ces phénomènes de recul de la fécondation s'accentuent chez les Champignons supérieurs les plus évolués où ils se traduisent par la transformation du gamétange en un gamétange non fonctionnel, en un gamétophore. Les progrès de l'évolution ont ensuite fait disparaître toute trace des gamétanges primitifs.

Il nous suffira de marquer ces deux étapes de l'évolution de la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs en faisant connaître trois séries d'observations :

La première est relative à l'*Aspergillus repens* où subsiste encore un rudiment de gamétange.

La seconde concerne l'*Entyloma calendulae* où tout vestige de gamétange a disparu.

Enfin la dernière s'applique à une *Agaricinée* qui s'écarte du type normal par l'absence de basides et la présence de bulbilles à la place des lamelles ; nous verrons les modifications qu'entraînent, pour la reproduction sexuelle, ces changements dans la morphologie de ce Basidiomycète.

1. *Aspergillus repens* de Bary (1870).

Aspergillus (*Eurotium*) *repens* est une espèce très voisine d'*Aspergillus* (*Eurotium*) *herbariorum* dont Dangeard (1907) a fait connaître les phénomènes histologiques de la formation des périthèces.

Miss Dale (1909) a étudié la formation des périthèces de l'*Aspergillus repens*. Les résultats essentiels de son travail

sont les suivants : l'ascogone renferme de nombreux noyaux qui, avant tout cloisonnement, ou peu après les premiers cloisonnements, présentent des phénomènes de fusion. Il pousse ensuite des hyphes ascogènes ; ceux-ci se cloisonnent et dans leurs articles binucléés les deux noyaux se fusionnent. Chaque article devient plus tard un asque octosporé.

Deux fusions successives atteignent donc les noyaux de l'ascogone : l'une dans l'ascogone jeune, l'autre dans les jeunes asques. La première est interprétée par Miss Dale comme une fusion sexuelle, la deuxième est la karyogamie dangeardienne.

Ces résultats sont différents de ceux que nous-même avons obtenu.

Voici les résultats de nos observations :

Le périthèce débute par la formation d'un ascogone, hyphe de forme spéciale enroulé en spirale et multinucléé (Pl. XIV, fig. 1-2-3). Ce filament spécial est, dans les vues dangeardiennes, ce qui reste de l'un des gamétanges primitifs. L'autre a généralement disparu et rarement on en retrouve des traces sous la forme d'un trophogone, filament sans particularités dans l'espèce que nous étudions où il apparaît, quand il existe, comme le plus précoce des hyphes qui, ultérieurement, entoureront l'ascogone. Nous le représentons (Pl. XIV, fig. 4) dans un cas où l'ascogone est renflé d'une manière anormale.

De Bary a eu le mérite de comparer l'ascogone et le filament qui paraît copuler avec lui aux organes qui, en copulant, donnent l'œuf des Péronosporées. La disparition du trophogone lui paraissait comparable à la disparition de l'anthéridie chez certaines Saprolégniées apogames.

Les recherches de Dangeard ont montré jusqu'à quel point cette assimilation est juste. Les deux organes trophogone et ascogone ne sont pas identiques aux gamétanges des Phycomycètes comme le croyait de Bary, mais ils leur sont comparables en ce sens que ce sont des gamétanges

transformés : l'un, le trophogone, a perdu toute fonction dans la reproduction sexuelle ; l'autre, l'ascogone, assure seul la reproduction sexuelle.

De bonne heure l'ascogone s'entoure de filaments stériles, dits filaments recouvrants, qui, en s'enchevêtrant, forment un revêtement autour de l'ascogone. La fructification de l'*Eurotium repens* est donc enveloppée dans une sorte de capsule, c'est un périthèce.

L'ascogone, au sein du périthèce, se fragmente en segments renfermant des noyaux en nombre variable (Pl. XIV, fig. 5-6). Nous n'avons rencontré *aucune fusion de noyaux* à ce stade. Une fragmentation ultérieure de l'ascogone a lieu qui donne naissance à des articles binucléés (Pl. XIV, fig. 7-8). En même temps l'ascogone se ramifie, de sorte que la cavité du périthèce se remplit d'hyphes contournés, ramifiés, enchevêtrés, à cellules binucléées résultant de la transformation du gamétange primitif (Pl. XIV, fig. 8). Celui-ci ne forme donc pas de gamètes à son intérieur pas plus qu'un conidiophore ne produit de spores dans sa tête renflée. De même que chez ce dernier la formation des spores est ajournée, dans le gamétophore les noyaux sexuels ne sont pas les noyaux primitifs de l'ascogone mais les noyaux, réunis par paires dans les cellules, résultant de la fragmentation de l'ascogone. En effet, ces noyaux se rapprochent et se fusionnent dans chaque cellule (Pl. XIV, fig. 7-8). Le noyau unique qui en résulte se divise trois fois ; chaque cellule renferme donc huit noyaux autour de chacun desquels se forme une spore uninucléée. Ainsi la fusion des noyaux sexuels dans chaque segment de l'ascogone conduit à la formation d'un asque à huit ascospores (Pl. XIV, fig. 8). L'asque apparaît donc comme un organe de fructification qui présente à son origine des phénomènes de karyogamie sexuelle.

L'histoire du périthèce d'*Aspergillus repens* comporte donc *une seule* fusion de noyaux qui précède immédiatement la formation des ascospores ; la fusion nucléaire qui autre-

fois avait lieu dans les gamétanges après leur union a subi un retard et a été repoussée jusque dans les asques.

Une autre espèce d'*Aspergillus* encore indéterminée nous a fourni les mêmes résultats.

La reproduction sexuelle de ces deux espèces présente donc les caractères essentiels de l'*Eurotium herbariorum* décrit par Dangeard (1906). Ils font de la reproduction sexuelle chez les *Aspergillus* un cas évolué où des deux gamétanges, qui précédemment assuraient la reproduction sexuelle, un seul, l'ascogone, est fonctionnel. Ses noyaux ne sont pas des noyaux sexuels dès le début ; ce n'est qu'après s'être ramifié et cloisonné qu'il renferme des noyaux sexuels ; ceux-ci sont alors réunis deux par deux dans des cellules qui, après leur fusion, se transforment en asques octosporés.

2. *Entyloma Calendulae* (Oudemans 1873), de Bary (1874).

De même que dans les conidiophores les plus évolués toute trace du sporange primitif a disparu, de même les progrès de l'évolution ont effacé dans la reproduction sexuelle tout vestige de gamétange ancestral.

Le terme ultime de cette disparition est réalisé dans l'exemple que nous allons étudier maintenant, chez une Ustilaginée : *Entyloma Calendulae*.

Des observations anciennes sur la spore des Ustilaginées ont conduit à établir son homologie avec la téleutospore des Urédinées et la baside ou l'asque des Basidiomycètes et des Ascomycètes et à affirmer les relations de parenté entre ces diverses familles de Champignons.

Une confirmation de ces vues a été apportée par les recherches histologiques. Les travaux de Dangeard (1894[3], [4]) ont montré que la spore des Ustilaginées, la téleutospore des Urédinées, aussi bien que l'asque et la baside, renferment quand ils sont jeunes deux noyaux qui se

fusionnent. Dangeard a considéré cette karyogamie comme une fécondation et lui a attribué la même valeur qu'aux fusions qui ont lieu dans les cas les mieux caractérisés de reproduction sexuelle.

Cette découverte de Dangeard a donné lieu à toute une série de recherches qui ont montré la grande généralité de la karyogamie dangeardienne chez les Urédinées, les Ascomycètes et les Basidiomycètes.

Les Ustilaginées ont été négligées à ce point de vue et nos connaissances sur l'histologie de cette famille sont à peu près réduites aux données apportées autrefois par Dangeard. Retenons cependant les recherches de Maire (1898), Harper (1899 [1]), Federley (1904), Lutman (1910), Rawitscher (1912). Dans un intéressant travail ce dernier auteur a réussi à élucider deux modes de formation des cellules binucléées chez les Ustilaginées.

Nous avons eu à notre disposition *Entyloma Calendulae* et nous en avons fait l'étude histologique.

Entyloma Calendulae se développe en parasite dans la feuille du *Calendula arvensis* ; ses spores s'y forment en quantité considérable et en groupes assez compacts pour que la feuille attaquée soit facilement reconnaissable aux taches qu'y forme le Champignon.

Les spores de l'*Entyloma Calendulae* sont généralement sphériques et à membrane épaisse. Elles se forment sur le trajet de filaments ou à leur extrémité (Pl. XIV, fig. 9-10-11-12). Jeunes, elles renferment deux noyaux : chacun est sphérique avec un nucléole le plus souvent excentrique (Pl. XIV, fig. 13). Plus tard on les voit se rapprocher en un noyau unique avec deux nucléoles. Les nucléoles excentriques, d'abord diamétralement opposés, se rapprochent bientôt (Pl. XIV, fig. 14-15-16-17). Finalement on obtient un noyau à un seul nucléole (Pl. XIV, fig. 18-19) excentrique ou central ; la fusion est terminée.

Le cas de l'*Entyloma Calendulae* ne diffère donc pas essen-

tiellement des autres cas connus chez les Ustilaginées ; son étude n'a pas ici d'autre intérêt que de marquer l'un des termes ultimes de l'évolution de la reproduction sexuelle. A nous qui l'avons suivie depuis son origine et la savons parallèle à l'évolution de la reproduction asexuelle, il nous paraît que la karyogamie de la spore de l'*Entyloma Calendulae* est celle qui autrefois avait lieu dans un gamétange dont les dernières traces ont depuis longtemps disparu.

Cette interprétation, proposée par Dangeard, de la karyogamie des Ustilaginées, ainsi que de celle de la baside et de l'asque, n'a pas été admise sans peine par les biologistes. La découverte de la karyogamie dangeardienne a soulevé dans le monde des biologistes des controverses d'un grand intérêt. On a vu comment elle se présente chez les Ustilaginées : deux noyaux sont réunis dans une même cellule et se fusionnent. Une telle autogamie doit-elle être considérée comme une fusion de nature sexuelle, comme l'expression morphologique de la sexualité ? Au contraire de l'opinion qui veut que la reproduction sexuelle fasse défaut aux Champignons supérieurs, Dangeard prétend que la sexualité se manifeste chez eux par la fusion des noyaux dans la spore des Ustilaginées ou les organes homologues des autres Champignons supérieurs.

Considérons donc quelques-uns des cas de reproduction sexuelle non contestés et envisageons la multiplicité des aspects sous lesquels ils s'offrent à l'observation. Ici les gamètes sont mobiles, là ils sont dépourvus d'organes locomoteurs ; ici ils sont émis librement dans le milieu extérieur, là ils sont retenus attachés à la plante-mère. La structure de ces gamètes est variable : là ils sont pourvus d'un protoplasme riche, ailleurs ils sont presque réduits à un noyau.

Les Mucorinées nous ont offert des cas de gamètes non dissociés; ici, dans certains cas, les gamètes sont proches parents, parfois frères ; dans d'autres cas aucune proche

parenté n'existe entre eux. En face des gamètes bien différenciés il est des cas où ils sont en tout semblables à des cellules végétatives. Parfois la réduction chromatique accompagne leur formation, parfois ils naissent sans que ce phénomène intervienne dans leur production.

Quelle variété dans les préliminaires de la karyogamie !

Non moins variés sont les phénomènes qui la suivent. Ici le produit de la fécondation germe immédiatement, là il ne se développe qu'après une période de repos. Dans certains cas la germination s'accompagne d'une réduction chromatique, ailleurs celle-ci est reportée à un stade ultérieur du développement. Là l'œuf germe en un appareil végétatif, ici en un appareil de fructification.

Au milieu des modalités diverses que revêtent les phénomènes qui entourent la fécondation, il en est un qui, dans tous les cas, se présente toujours semblable à lui-même : c'est la fusion des noyaux. C'est là le phénomène commun à tous les cas de reproduction sexuelle, c'est le phénomène capital de la reproduction sexuelle ; aucun des autres ne suffit à caractériser une telle reproduction. Au milieu de la mobilité des circonstances qui l'accompagnent la karyogamie apparaît comme le seul phénomène nécessaire à caractériser une reproduction sexuelle.

La karyogamie nécessaire est-elle un caractère suffisant de la reproduction sexuelle ? Nous ne le pensons pas. Il y a des cas où des fusions de noyaux se produisent en dehors de tout phénomène sexuel. Strasburger, Tischler, Ernst, Rosenberg en ont décrit dans l'albumen, Bonnet, dans l'assise nourricière des anthères, Samuels dans les cellules du périanthe ; Bashford et Murray en ont rencontré dans les tissus animaux ; nous-même en avons signalé dans la columelle des sporanges des Mucorinées. Nemec en a provoqué la production dans des circonstances pathologiques. La karyogamie, caractère nécessaire pour définir un acte sexuel, n'est donc pas un critérium suffisant.

Quel est donc le caractère commun aux fusions réputées sexuelles et que ne présente aucune des précédentes? C'est leur retour périodique : *elles reviennent périodiquement dans un cycle évolutif*. L'essentiel pour qu'une karyogamie soit une fusion sexuelle c'est qu'elle intervienne régulièrement dans un cycle évolutif défini.

Peu importe la façon dont les noyaux sont mis en présence : ce sont des procédés d'ordre végétatif mis au service de la reproduction sexuelle. Peu importent les phénomènes variés qui accompagnent une karyogamie; si son retour est assuré chaque fois que se déroulera normalement le cycle évolutif auquel elle appartient c'est une karyogamie sexuelle, *c'est la fécondation elle-même*.

La périodicité, le retour régulier dans un cycle évolutif nous paraît *nécessaire* et *suffisant* pour caractériser comme sexuelle une karyogamie. Cette manière de voir s'oppose à celle de Davis pour qui la fusion ne *suffit* pas à caractériser l'acte sexuel, qui a pour critérium, pense-t-il, l'histoire des éléments qui se fusionnent, et à celle de Nemec qui pense que la karyogamie n'est pas *nécessaire* pour caractériser l'acte sexuel, celui-ci se faisant selon lui grâce à l'union de deux cellules plutôt que par l'union de deux noyaux.

La définition que nous proposons d'une karyogamie sexuelle résulte de l'examen des caractères des différents cas de reproduction sexuelle non contestée. Il est manifeste qu'elle fait rentrer parmi eux, avec les cas d'autogamie des Protozoaires, les cas d'autogamie chez les Champignons (Dangeard, 1901). La fusion dangeardienne prend tous les caractères d'une fusion sexuelle.

En particulier la fusion de noyaux dont nous venons de reconnaître l'existence chez *Entyloma calendulæ* n'est autre chose qu'une karyogamie qui avait lieu autrefois entre noyaux de deux gamétanges ; les progrès de l'évolution ont fait disparaître ces derniers : à cette disparition correspond un déplacement de la karyogamie sexuelle qui arrive à se

faire dans un organe à peine différent de l'appareil végétatif.

3. *Psathyrella disseminata* Pers. (1891), forme rhacophylléenne.

Le déplacement de la karyogamie sexuelle et son report à un stade ultérieur du développement nous apparaît, dans les exemples que nous venons d'étudier, comme le résultat des transformations subies par les organes où cette karyogamie avait lieu primitivement. Un exemple frappant de cette corrélation des variations morphologiques des organes reproducteurs et de la position de la karyogamie sexuelle dans l'histoire nucléaire d'un être vivant nous est offert par une Agaricinée voisine du *Psathyrella disseminata*.

Parmi les transformations les plus intéressantes et les plus rarement rencontrées que peut subir l'appareil reproducteur sexué des Basidiomycètes figure une modification des lamelles qui ne produisent pas de basides et se divisent en fragments arrondis.

Cette transformation a été rencontrée en 1871 par Berkeley dans un Basidiomycète auquel elle a valu de devenir le type d'un genre nouveau, le genre *Rhacophyllus* Berkeley (1871).

Depuis, Patouillard (1901, 1913) a attiré sur elle l'attention des mycologues en signalant plusieurs autres exemples de cette modification ; cependant, comme quelques-uns des Champignons qui la présentent rappellent par leurs autres caractères des Basidiomycètes déjà nommés, Patouillard n'est pas d'avis de les réunir tous dans le genre unique *Rhacophyllus* ; il préfère les répartir, toutes les fois que la chose est possible, parmi les genres déjà existants de Basidiomycètes en mentionnant dans leur description la possibilité d'une fragmentation de leurs lamelles accompagnée de la disparition de leurs basides.

D'autre part, Patouillard a proposé une interprétation des fragments de lamelles ainsi modifiés selon le type rhacophylléen : grâce à leur forme constante, ovoïde ou arrondie, grâce à leur position sous le chapeau des Agaricinées, ils lui paraissent suppléer les basidiospores dans leur rôle reproducteur ; malgré l'insuccès des tentatives de germination de ces organes, il assimile chacun d'eux à une bulbille et désigne sous le nom de bulbillose la curieuse modification qui leur donne naissance.

M. Patouillard a eu l'obligeance de mettre à notre disposition des échantillons atteints de bulbillose fixés dans l'alcool ; aussi nous avons pu (Moreau, 1913[6]) entreprendre l'étude histologique de cette intéressante modification de la structure des lamelles de ces Basidiomycètes. Nos recherches ont porté sur un Champignon de Tunisie considéré par Patouillard comme bien voisin de *Psathyrella disseminata* s'il ne lui est pas identique.

Conformément à la description donnée par Patouillard on trouve à la place de chaque lamelle de petits corps arrondis que relient les uns aux autres de rares hyphes lâches qui sont en rapport avec ceux qui forment le revêtement superficiel de chaque bulbille. Ces hyphes sont ceux du Champignon lui-même et non ceux d'un parasite : nous avons en effet recherché s'il était possible de voir dans un fait de parasitisme l'explication de la production des bulbilles mais nous avons dû abandonner cette hypothèse.

Chaque bulbille est un massif cellulaire, une sorte de petit sclérote, formé de cellules polyédriques ne laissant aucun vide entre elles. Chacune renferme un protoplasme assez dense avec, assez rarement, une ou deux vacuoles. Dans la plupart on trouve deux noyaux.

Elles ont donc la structure binucléée qu'ont ordinairement les cellules des chapeaux des Basidiomycètes.

Leurs deux noyaux sont parfois au contact, dans la position de deux noyaux se préparant à la fusion ; effectivement

on en trouve en cours de fusion renfermant dans un même nucléoplasme deux nucléoles éloignés, puis rapprochés au contact, enfin fusionnés en un seul.

Les cellules primitivement binucléées des bulbilles sont donc le siège de karyogamies. Devenues uninucléées elles ne restent pas à cet état : leur noyau se divise par mitose et nous avons observé cette division : c'est une karyokinèse avec fuseau nucléaire, deux centrosomes et deux chromosomes.

On sait que le nombre deux est le nombre ordinaire des chromosomes des noyaux des Basidiomycètes, c'est en particulier le nombre reconnu par Maire (1902) pour les noyaux du *Psathyrella disseminata*. Dès la première division le noyau de fusion des cellules des bulbilles présente donc le nombre réduit de chromosomes : il a été, dès la première mitose qui suit la karyogamie, l'objet d'une réduction chromatique.

A la suite de cette mitose, le nombre primitif des noyaux des cellules des bulbilles est restitué.

Chaque noyau se divise à nouveau et cette division porte à quatre le nombre des noyaux de chaque cellule. Parfois une mitose supplémentaire a lieu et la cellule peut renfermer six noyaux ; cependant le nombre quatre est la règle.

L'histoire nucléaire d'une cellule des bulbilles comprend donc jusqu'ici une karyogamie suivie d'une réduction chromatique et de deux mitoses successives.

Ce sont précisément les phénomènes qui prennent place dans les basides. Chaque cellule des bulbilles se présente donc, envisagée au point de vue de l'histoire de ses noyaux, comme l'homologue d'une baside.

L'état tétranucléé atteint comme nous venons de le voir n'est pas définitif : en effet, deux des noyaux dégénèrent et le nombre primitif des noyaux de la cellule se trouve restitué.

Nous avons rencontré très fréquemment deux noyaux dans chaque cellule ; nous avons observé très souvent leur fusion :

nous pensons qu'elle a lieu dans toutes ou au moins presque toutes les cellules ; il en est de même de la première mitose. La rareté relative des stades à quatre noyaux et des stades à noyaux dégénérés nous fait croire que la seconde mitose n'a lieu que dans quelques cellules et que beaucoup d'entre elles ayant réalisé à nouveau l'état binucléé à la suite de la première mitose s'en tiennent là ; rapprochons de ce fait cet autre que les basides normales de certaines Agaricinées ne produisent parfois que deux basidiospores dans des espèces qui généralement en donnent quatre.

Nous avons également observé dans les bulbilles qui nous occupent un phénomène tout à fait imprévu : assez souvent la paroi de séparation de deux cellules contiguës se perfore et par le pertuis leurs deux protoplasmes se mélangent ; on obtient ainsi des cellules à quatre, huit ou six noyaux suivant que les cellules en fusion présentent soit deux ou quatre noyaux chacune, soit l'une deux et l'autre quatre.

Ces fusions de cellules sont sans doute en rapport avec la fréquence des anastomoses de filaments et la formation des boucles chez les Champignons supérieurs. Etant donnée l'homologie des cellules qui les présentent avec des basides on peut croire que ces fusions sont l'équivalent de la production par une baside normale, hors d'elle-même, de basidiospores, ce phénomène étant modifié du fait que les cellules sont plongées au sein d'un massif cellulaire.

Il paraît vraisemblable de voir, avec Patouillard, dans ces bulbilles des organes de multiplication du Champignon ; les résultats de nos observations sur leurs caractères histologiques parlent en faveur de cette opinion puisque les noyaux suivent le cours normal de l'évolution des noyaux des Basidiomycètes et puisque le nombre primitif des noyaux des cellules est finalement restitué.

Si l'expérience confirmait cette vue, si les bulbilles donnaient naissance à un mycélium producteur d'un nouveau chapeau porteur de bulbilles semblables aux premières, la

karyogamie que nous venons de signaler dans leurs cellules serait une karyogamie sexuelle, dérivant de la karyogamie sexuelle des Basidiomycètes ordinaires, grâce à un déplacement en relation avec les modifications morphologiques des lamelles du Champignon.

Si la bulbillose n'était pas définitive et si des générations de *Psathyrella* à bulbilles alternaient avec des générations de *Psathyrella* à basides, selon les conditions du milieu, nous aurions affaire à un Champignon présentant deux modes de reproduction sexuelle.

Ce sont là des points que de nouvelles expériences de culture du Champignon à partir des bulbilles pourront seules élucider.

Quoi qu'il en soit, les cellules des bulbilles d'une forme rhacophylléenne bien voisine de *Psathyrella disseminata* se comportent dans leur histoire nucléaire comme les basides normales : la fusion nucléaire qui caractérise ces dernières se trouve ici déplacée en raison des modifications morphologiques des organes où elle se produit. L'absence de formation des basidiospores amène également un phénomène nouveau, la dégénérescence de deux noyaux dans les cellules qui en renferment quatre. Grâce à cette dégénérescence le Champignon revient au stade binucléé. La dégénérescence des noyaux supplémentaires est un nouveau mode de formation d'éléments binucléés chez les Champignons supérieurs.

Ainsi, au fur et à mesure que la karyogamie sexuelle se déplace dans le cycle évolutif des êtres vivants, elle s'entoure de phénomènes préparatoires variés : unions de gamètes, unions de gamétanges, production de gamétophores où la réunion de deux noyaux dans une même cellule s'établit suivant des modes divers.

Ces phénomènes qui forment le cortège de la karyogamie sexuelle ne sont pas, pour être accessoires dans l'acte sexuel, dépourvus d'importance. Ils furent longtemps les seuls considérés comme caractéristiques de la sexualité ;

dans leur variété ils caractérisent les diverses modalités de la sexualité ; nous en avons reconnu quelques-unes au cours de ce travail, nous résumerons dans le chapitre suivant les données que nous avons acquises sur l'histoire de leur évolution.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Notre intention est de résumer ici les faits essentiels que nous avons rencontrés au cours de ce travail et, en réunissant toutes les idées sur l'évolution de la reproduction éparses dans les chapitres précédents, d'indiquer comment on peut relier entre elles les différentes modalités de la reproduction.

On reconnaîtra aisément dans ce chapitre, comme dans les précédents, l'influence des idées dangeardiennes qui ont inspiré ce travail et dirigé nos recherches.

Dans le thalle des *Vaucheries* nous avons fait connaître l'existence d'*éléments chromatiques extranucléaires* nouveaux ; nous avons montré que ce sont des éléments *vivants* dont la *permanence* dans le thalle des Vaucheries est assurée par des phénomènes de *division*.

Le thalle des Vaucheries produit des organes de reproduction asexuelle qui sont des sporanges indivis, et des organes de reproduction sexuelle : anthéridies et oogones. Une incertitude existe relativement à la structure de ces derniers organes : tous les biologistes récents admettent que l'oogone, multinucléé à l'origine, possède, au moment où il est fécondé par un anthérozoïde, une structure uninucléée, mais le désaccord règne entre eux sur la façon dont est atteinte cette dernière structure. Les uns, avec Oltmanns, voient retourner dans le thalle tous les noyaux de l'oogone sauf un ; l'opinion opposée, représentée par Davis, les fait dégénérer tous à l'exception d'un seul. Nos *recherches sur l'oogone*

des Vaucheries apportent une confirmation de cette dernière opinion.

La méthode que nous avons employée paraît à l'abri des critiques que soulèvent les méthodes des auteurs qui nous ont précédé ; en colorant des *filaments* entiers de Vaucheries nous échappons à l'incertitude qui s'attache à l'interprétation des organes débités en coupes minces. Cette technique nous a permis de reconnaître, sans que le moindre doute subsiste à cet égard, l'existence d'oogones jeunes *renfermant encore de nombreux noyaux* et déjà séparés du thalle par une cloison ; celle-ci rend impossible tout retour des noyaux dans le thalle ; tous dégénèrent à l'exception d'un noyau privilégié qui seul subsiste dans l'oogone âgé.

Cette structure permet d'assimiler l'oogone à un gamétange qui n'individualise pas ses gamètes ; ceux-ci sont représentés par les noyaux de l'oogone : la plupart ne sont pas fonctionnels et dégénèrent, un seul subsiste et fonctionne comme noyau sexuel.

Par ces phénomènes et par l'ensemble de leur structure les Vaucheries ont constitué pour nous une introduction à l'étude des Mucorinées.

Nos recherches sur la famille des *Mucorinées* forment la partie essentielle de notre travail ; nous avons étudié dans le détail la structure de leur thalle et celle de leurs divers appareils reproducteurs.

L'étude histologique des Mucorinées présente de grandes difficultés ; en étudiant les divers éléments figurés du thalle (*corpuscules métachromatiques*, *globules oléagineux*, *mucorine*) nous avons appris à ne pas les confondre avec les nombreux *noyaux* qu'il renferme ; la petite taille des éléments nucléaires est une des difficultés les plus sérieuses de leur étude. Une structure assez particulière leur a été attribuée : Lendner a décrit dans certains cas chaque noyau comme formé de deux masses accolées ; il équivaudrait à un noyau double, à l'ensemble des deux noyaux d'un synkaryon au

sens de Maire ; au cours de nos observations sur des *milliers de noyaux*, se rapportant à des espèces différentes à toutes les étapes de leur développement, jamais nous n'avons rencontré cette structure. Toujours un noyau normal de Mucorinée comprend sous une *membrane nucléaire* un *nucléoplasme* et un *nucléole ;* il est accompagné d'un *centrosome* dont nous affirmons la situation *extranucléaire* au moins dans les cas que nous avons signalés.

Dans les vieilles zygospores les noyaux âgés se montrent avec deux masses chromatiques dont l'une est un nucléole ; elles sont contenues dans le nucléoplasme qui limite la membrane.

Dans les vieilles columelles les noyaux deviennent parfois *entièrement chromatiques :* c'est là l'indice d'un état de fatigue que confirment d'autres phénomènes présentés par les noyaux voisins.

Nous avons étudié la *division des noyaux ;* elle se fait soit par le mode direct, soit par le mode indirect.

Par voie directe, c'est une amitose du type des diaspases ; nous l'avons observée dans les filaments et surtout dans les columelles parmi les noyaux entièrement chromatiques ; la coexistence de ces amitoses avec les noyaux chromatiques est en rapport avec l'état maladif qu'on attribue souvent aux noyaux frappés d'amitose.

Les divisions indirectes des noyaux des Mucorinées ont été étudiées dans plusieurs espèces et dans plusieurs organes ; partout elles se sont présentées à nous avec les mêmes caractères : ce sont des *karyokinèses* qui montrent au stade de la plaque équatoriale *deux centrosomes, un fuseau, deux chromosomes*. Elles se font en l'absence de *membrane nucléaire* et après disparition du *nucléole*.

Lendner, trompé par de fausses apparences, a vu dans un organe, qu'il a pris pour un noyau au repos, deux masses qu'il appelle des chromosomes. Après avoir reconnu l'erreur dans laquelle Lendner est tombé nous nous croyons

autorisé à revendiquer pour nous la découverte des deux chromosomes chez les Mucorinées.

Les divisions, dont nous venons de rappeler les caractères, prennent place dans le thalle, dans les sporanges jeunes, dans les suspenseurs et dans les jeunes zygospores.

L'étude des *sporanges* a été faite dans neuf espèces. Nous avons été précédé dans cette voie par plusieurs chercheurs ; en particulier Harper a indiqué deux manières d'être des spores dans le jeune sporange : elles peuvent être uninucléées, et reçoivent alors le nom de protospores, ou bien plurinucléées. Nous avons retrouvé ces deux cas dans plusieurs espèces et nous avons précisé les conditions de la séparation des spores : celles-ci prennent des *aspects amiboïdes*, affectent la forme de territoires protoplasmiques irréguliers réunis quelque temps par des trabécules.

Nous avons fait connaître chez un *Mucor un mode nouveau de production des spores :* le protoplasme du sporange forme des cordons où les noyaux sont alignés ; chaque cordon s'étrangle par places, présentant l'aspect d'un chapelet dont chaque grain devient une spore le plus souvent uninucléée.

L'étude complète des sporanges des Mucorinées comportait l'étude de leurs *columelles*. Dans ces organes destinés à disparaître, où le protoplasma est le siège de courants intenses, les noyaux présentent des aspects particuliers, aberrants : on y trouve les *noyaux entièrement chromatiques* et les *noyaux en amitose* signalés plus haut et, parmi eux, des noyaux offrant des *karyogamies sans signification sexuelle*. L'existence de ces derniers parmi des noyaux qu'on peut considérer comme maladifs ou dégénérescents présente un certain intérêt au point de vue de la signification que nous avons attribuée aux fusions sexuelles à l'origine de la sexualité.

Après avoir étudié les sporanges des Mucorinées, nous avons abordé l'étude des Mucorinées à *conidiophores*. Nous avons étudié l'origine et la structure des conidies et des vé-

sicules qui les supportent dans deux espèces du genre *Cunninghamella*. Nous avons considéré les têtes conidifères comme les homologues des sporanges et les conidies comme homologues des spores.

Enfin, les Mucorinées à *conidies douteuses* ont été étudiées au point de vue histologique. Dans deux espèces du genre *Syncephalastrum* nous avons reconnu que les baguettes fertiles naissent à la façon des conidies des *Cunninghamella* et qu'elles forment à leur intérieur des *spores endogènes*.

Ayant ainsi parcouru les diverses modalités de la reproduction asexuelle des Mucorinées nous avons entrepris l'étude de la *reproduction sexuelle*. Envisagée à ce dernier point de vue la famille des Mucorinées présente une grande homogénéité que l'étude de la reproduction asexuée ne nous avait pas laissé soupçonner.

Dans l'étude de la reproduction sexuelle des Mucorinées nous avons eu à tenir compte des travaux de nombreux devanciers ; il n'en est pas deux qui soient du même avis : Dangeard sur le *Mucor fragilis* et le *Sporodinia grandis*, Lendner sur cette dernière espèce, Grüber et Atkinson sur le *Zygorhynchus Moelleri*, Miss Mc Cornick sur le *Rhizopus nigricans* sont arrivés à des résultats discordants. Nous avons confirmé les résultats obtenus par Dangeard et nous opposons aux résultats discordants des autres auteurs, reposant chacun sur l'étude d'une espèce unique, les résultats concordants que nous avons nous-même obtenus dans l'étude de douze espèces différentes de Mucorinées.

Partout en effet nous avons observé que la zygospore jeune résulte de l'union d'*articles plurinucléés* que nous avons interprétés comme des gamétanges. La jeune zygospore renferme donc de nombreux noyaux. Nous avons observé la division par *mitose* de ces noyaux et nous avons comparé ces mitoses à celles qui prennent place dans les jeunes gamétanges des Péronosporées et des Saprolégniées. Elles offren d'ailleurs les mêmes caractères que celles du thalle, ce qui

élimine la signification de mitoses réductrices qui leur avait été attribuée dans ces derniers Champignons.

La mitose accomplie, les noyaux de la zygospore sont des *noyaux sexuels*. Tous ne sont pas fonctionnels : les uns *dégénèrent*, les autres se placent par deux et se *fusionnent*.

A ce point de vue nous avons constaté des différences entre des espèces parfois voisines. C'est ainsi que chez la plupart des espèces de *Zygorhynchus* les fusions sont, comme dans la plupart des autres Mucorinées étudiées, précoces, nombreuses, les dégénérescences rares ; chez le *Zygorhynchus Dangeardi*, au contraire, les dégénérescences sont prépondérantes, les fusions tardives et rares ; il ne subsiste dans la zygospore âgée que quatre noyaux sexuels, de sorte que la zygospore à maturité complète ne renferme que deux noyaux de fusion. Nous pensons que le retard et la réduction du nombre des fusions sexuelles, l'abondance des noyaux frappés de dégénérescence doivent être considérés comme les indices d'une évolution avancée.

Ces phénomènes de fusion et de dégénérescence ont été rencontrés dans des Mucorinées homothalliques ou hétérothalliques et dans des Mucorinées offrant tous les termes de passage entre la stricte isogamie et l'hétérogamie la plus accusée.

Nous avons donc été conduit par les résultats de nos recherches à rectifier les descriptions données par Lendner, Grüber, Atkinson, Mc Cormick de la reproduction sexuelle des Mucorinées que ces auteurs avaient respectivement observées.

Les observations de Mc Cormick, de Grüber et d'Atkinson méritent une mention particulière :

Miss Mc Cormick a décrit un cénocentre dans la zygospore de *Rhizopus nigricans* ; nous nous sommes assuré que cet organe n'existe pas plus chez cette Mucorinée que chez les autres que nous avons étudiées.

Grüber chez *Zygorhynchus Moelleri* a fait connaître un

mode particulier de formation de la zygospore des Mucorinées : la zygospore tout entière serait femelle, elle serait fécondée par une masse de protoplasma mâle venue du plus gros des deux suspenseurs. Nous avons protesté contre une telle invraisemblance par l'étude de l'espèce en litige confirmée par l'étude de plusieurs autres espèces de *Zygorhynchus*. Les résultats apportés par Atkinson donnent lieu à des observations du même ordre. La reproduction sexuelle des Mucorinées de ce genre rentre donc dans le schéma général de la reproduction sexuelle de toutes les autres Mucorinées.

On ne peut manquer d'être frappé, en considérant les résultats que nous a fournis l'étude des phénomènes intimes de la reproduction sexuelle des Mucorinées, par l'homogénéité que présente à ce point de vue cette famille de Champignons.

La comparaison des mitoses dans le thalle et dans les zygospores nous a conduit à établir l'évolution nucléaire des Mucorinées et à indiquer comment la haplophase et la diplophase se partagent inégalement leur cycle évolutif.

Ajoutons, pour clore l'exposé des résultats acquis au cours de cette étude des Mucorinées, que nous avons indiqué pour les espèces étudiées les observations éventuelles auxquelles chacune a donné lieu. Rappelons en particulier l'étude de la structure du protoplasma par la méthode des pigments bactériens de Matruchot, les résultats encourageants d'une tentative d'isolement par sélection d'une variété de *Mucor spinescens* caractérisée par la présence de rares épines à la columelle alors que le type présente des épines nombreuses, l'étude des éléments de réserve connus sous le nom de corpuscules métachromatiques, l'étude de la formation de la membrane des zygospores, la description au moins sommaire des espèces nouvelles que nous avons rencontrées, etc.

Nous avons, enfin, tiré parti de toutes les données précé-

dentes pour essayer de reconnaître les affinités des Mucorinées.

Au cours des deux premières parties de ce travail nous avons observé un certain nombre d'organes reproducteurs différents : « spore », anthéridie, anthérozoïdes, oogone chez les Vaucheries ; spores endogènes, conidies, sporanges, conidiophores, gamétanges, zygospores chez les Mucorinées ; nous avons essayé de les grouper en nous inspirant de la théorie de la sexualité proposée par Dangeard (1899). Nous les avons fait dériver les uns des autres suivant un petit nombre de principes, communs à la reproduction sexuelle et à la reproduction asexuelle, et sur lesquels nous reviendrons dans un instant. Nous avons, dans notre troisième partie, recherché comment ces principes, qui ont dirigé l'évolution de la reproduction chez les êtres qui nous ont précédemment occupés, peuvent être appliqués dans l'étude des reproductions sexuée et asexuée des *Champignons supérieurs*.

Ceux-ci n'ont pas donné lieu de notre part à des recherches aussi suivies que les précédentes. Il nous a suffi d'indiquer à propos de quelques exemples particuliers — les conidiophores des Ascomycètes, les spores internes des *Thielavia*, la formation des périthèces d'*Aspergillus repens*, la reproduction sexuelle chez *Entyloma calendulae* et chez une Agaricinée d'un caractère aberrant (forme rhacophylléenne de *Psathyrella disseminata*) — comment s'appliquent les règles qui ont présidé à l'évolution de la sexualité et de la reproduction asexuelle chez des Thallophytes moins évolués.

Ce sont ces règles, indiquées çà et là au cours de notre travail, que nous voulons maintenant rassembler. Nous indiquerons donc comment on peut relier les unes aux autres les différentes manières d'être de la reproduction asexuelle et les diverses modalités de la sexualité chez les êtres que nous venons d'étudier.

A plusieurs reprises nous sommes revenu sur les similitudes que présentent la reproduction sexuelle et la repro-

duction asexuelle. Il y a une homologie frappante entre les deux modes de reproduction, et toute modification qui atteint les organes de celle-ci ne manque pas d'avoir sa répercussion sur les organes de celle-là.

Le mode le plus simple et le plus primitif de la reproduction asexuelle est la formation d'un *sporange* d'où sortent des *spores*. C'est le mode réalisé dans un grand nombre de formes inférieures et qui s'est conservé chez un certain nombre de formes évoluées à d'autres points de vue.

Nous avons rencontré chez les Vaucheries une modification de ce type primitif : leur sporange ne se divise pas en spores ; chaque noyau représente une spore. Ce *manque d'individualisation des spores* est assez rarement réalisé, il constitue pourtant comme on le verra un élément très intéressant de l'évolution de la sporulation.

Chez les Mucorinées nous avons étudié une manière d'être du sporange qui, pour être encore primitive, présente cependant un certain degré de différenciation ; grâce à ses spores immobiles, grâce à l'existence fréquente d'une columelle, le sporange des Mucorinées n'est pas tout à fait une formation archaïque.

Nous avons vu ce sporange persister sous la forme d'une vésicule renflée chez les Mucorinées à conidies et chez les Mucorinées à baguettes sporifères.

Une semblable évolution nous a conduit aux divers conidiophores des Champignons supérieurs. Chez quelques-uns on retrouve la trace des sporanges ancestraux alors que dans la plupart il n'en subsiste aucun vestige. Les premiers permettent d'affirmer la parenté des sporanges et des conidiophores et de dire qu'il y a eu dans ces Champignons *un déplacement de la sporulation*. Au lieu de se produire dans le sporange, elle a été retardée : le sporange s'est développé en un conidiophore porteur de spores.

Ainsi, c'est sur l'*absence* de dissociation des spores et le déplacement de la *sporulation* qu'a porté l'évolution de la

reproduction asexuelle pour fournir ces deux modifications du sporange primitif : le *sporange indivis* et le *conidiophore*.

Une évolution parallèle, et en tous points comparable, a atteint les organes de la reproduction sexuelle.

Nous avons vu, dans le chapitre précédent, comment cette dernière est caractérisée essentiellement par le *retour périodique et régulier d'une fusion nucléaire*. La rencontre des noyaux, dont la fusion constitue la fécondation, est assurée par divers procédés qui sont précisément les phénomènes de reproduction sexuelle dont nous recherchons la phylogénie.

Nous pensons, avec Dangeard, que le procédé le plus primitif qui ait été réalisé, et celui par lequel la karyogamie paraît s'être introduite dans le cycle évolutif des êtres vivants, apparaît comme *une modification du sporange* qui, au lieu de produire des spores, a fourni des éléments en tout semblables à celles-ci sauf par la difficulté ou l'impossibilité de continuer le développement. Ces *gamètes* ont trouvé dans un processus archaïque d'ordre végétatif, l'autophagie, le moyen de se développer. La fusion des deux noyaux réunis ainsi dans la même cellule a transformé ce processus végétatif en une fécondation. Le *gamétange* se présente ainsi comme l'*homologue du sporange* et le gamète comme l'*homologue de la spore*.

C'est en effet avec des ressemblances considérables avec les sporanges et les spores que se présentent les gamétanges et les gamètes chez les êtres inférieurs ; c'est en particulier sous ces aspects que nous avons rencontré l'anthéridie et les anthérozoïdes de Vaucheries.

A partir de ce type primitif les organes de la reproduction sexuée ont évolué suivant les méthodes qui ont présidé à l'évolution de la sporulation. De même que nous avons rencontré dans la reproduction asexuelle l'absence *d'individualisation des spores* et le *déplacement de la sporulation*, de même nous aurons à étudier dans la reproduction sexuelle

l'absence d'individualisation des gamètes et les *déplacements de la karyogamie sexuelle dans le cycle évolutif*.

1° *Non-dissociation des gamètes*. — Nous en avons rencontré des cas fréquents :

Chez les Vaucheries, nous avons interprété l'oogone comme un gamétange où les gamètes ne se séparent pas ; chaque noyau du gamétange représente un gamète de même que chaque noyau du sporange représente une spore. Au moment où le gamète mâle vient féconder l'oogone il ne rencontre pourtant pas un gamétange aux gamètes multiples ; nous avons vu qu'un seul gamète subsiste, les autres ayant subi une dégénérescence.

Cet état de choses est sans doute déjà bien évolué ; il est vraisemblable qu'il n'a pas été atteint du premier coup mais qu'une série d'intermédiaires ménagés le sépare de l'état primitif et qu'une étude d'ensemble des Siphonées permettrait de le retrouver.

Chez les Champignons la non-dissociation des gamètes a une grande extension. On la rencontre déjà dans la famille ancestrale des Chytridinées et on la retrouve, avec des modifications variées, chez les Mucorinées, les Péronosporées, les Saprolégniées et même chez les Ascomycètes.

Nous avons étudié en détail ce mode de reproduction sexuelle chez les Mucorinées. Nous avons vu que l'évolution de la gamétangie s'est faite au sein de la famille des Mucorinées à partir de formes où les gamètes sont tous fonctionnels en passant par des stades où les processus de dégénérescence sont de plus en plus importants pour atteindre des formes très évoluées que caractérise la réduction du nombre des noyaux qui échappent à la dégénérescence.

Les premières phases de cette évolution ont été rencontrées chez plusieurs Mucorinées isogames, mais c'est dans le genre *Zygorhynchus*, une Mucorinée hétérogame, que nous avons pu la suivre jusqu'au bout. Il serait prématuré de conclure que les Mucorinées hétérogames sont plus évoluées

que les Mucorinées isogames : il est possible que les deux groupes forment deux séries parallèles ayant évolué séparément suivant les mêmes règles.

Un fait susceptible de confirmer l'évolution de la gamétangie chez les Mucorinées telle que nous la comprenons est qu'une évolution toute semblable a été rencontrée chez les Péronosporées où le genre *Albugo* présente à ce point de vue la même importance que le genre *Zygorhynchus*. Le manque de dissociation des gamètes a amené chez les uns et les autres Champignons une évolution qui a suivi les mêmes lois.

Elle se poursuit chez les Champignons supérieurs mais avec une complication qui ne fait que s'ébaucher chez les Siphomycètes. Les mitoses préliminaires de la fécondation amènent un retard dans la production des noyaux sexuels ; ce retard s'accentue chez les Champignons supérieurs et entraîne un déplacement très sensible de la karyogamie sexuelle.

2° *Déplacement de la karyogamie sexuelle dans le cycle évolutif.* — En même temps que s'est introduit dans le cycle évolutif la karyogamie sexuelle un phénomène nouveau est apparu qui semble être la conséquence nécessaire du premier. C'est la *réduction chromatique* dont l'étude est inséparable de celle de la fécondation. Chez les êtres inférieurs la réduction chromatique prend place tout près de la fécondation : c'est le cas réalisé par les Mucorinées ; ailleurs elle est retardée : entre la réduction chromatique et la fécondation s'écoule un tronçon diploïde étendu. Le recul de la réduction chromatique a introduit dans le développement un tronçon diploïde s'opposant au tronçon haploïde qui s'écoule entre la réduction chromatique et la fécondation.

La distinction des tronçons haploïde et diploïde est d'ordre nucléaire. On ne doit pas les confondre avec les phases sporophyte et gamétophyte qui sont en relation avec la reproduction sexuelle ou asexuelle et dont la distinction

est d'ordre végétatif. Ce sont là deux éléments différents de la dissemblance des cycles évolutifs.

On peut comparer divers cycles évolutifs les uns avec les autres : on considérera comme primitifs ceux dans lesquels la réduction chromatique suit de près la fécondation et comme secondaires ceux qui comprennent entre la fécondation et la réduction chromatique une phase diploïde. On arrive ainsi à la notion du déplacement de la réduction chromatique dans le cycle évolutif.

De même la fécondation a été l'objet de semblables déplacements.

Des déplacements de la karyogamie légers et accidentels sont bien connus. Tels sont ceux qui se produisent dans la reproduction des Phanérogames quand un anthérozoïde féconde, au lieu de l'oosphère, une antipode ou une synergide ; dans la reproduction des Muscinées lors de la fécondation d'une cellule du canal ; dans la fusion des noyaux du prothalle de Fougères dans les cas de pseudogamie signalés par Farmer et Moore. C'est encore le même phénomène qui amène à se fusionner les noyaux de la cellule terminale et de la cellule antépénultième d'un crochet ascogène. C'est grâce à lui encore que se fusionnent les noyaux de deux globules polaires, ou qu'un globule polaire peut féconder un ovule.

Mais nous voulons parler de déplacements plus importants et qui se reproduisent avec régularité. C'est ainsi que le cycle évolutif d'une levure où les asques résultent d'une copulation est : F

(1) *Levure* + *levure* + *levure* + *asque* + *ascospore* + *levure* +...
En F intervient une fécondation.

Chez quelques Levures (*Saccharomycodes Ludwigii*, *Saccharomyces ellipsoïdus*, *S. turbidans*, *S. intermedius*, *S. validus*) le cycle est différent : F′

(2) *Levure* + *levure* + *levure* + *asque* + *ascospore* + *levure* +.
Les ascospores se fusionnent et la karyogamie, qui dans le

premier type précède l'asque, se trouve ainsi retardée jusqu'à la copulation des spores en F′. Bien que Nadson ait récemment considéré la formule (2) comme primitive et la formule (1) comme secondaire, nous pensons que la formule (2) dérive de la première par un *retard de la karyogamie sexuelle.*

L'étude que nous avons faite d'un Champignon à bulbilles nous a fait connaître un déplacement de la karyogamie sexuelle en rapport avec les modifications morphologiques de la structure de ce Champignon.

De tels déplacements ne sont pas absolument rares et nous allons montrer comment ils peuvent rendre compte des particularités de la sexualité chez les Champignons supérieurs.

On peut imaginer que ceux-ci avaient autrefois un cycle évolutif assez analogue au suivant :

F

(3) *Sporophyte* + *gamétophyte* + *œuf* + *sporogone* + *sporophyte* +...

Le sporophyte pouvant être formé par un nombre indéterminé de générations, d'ailleurs différentes les unes des autres, productrices de sporanges ou de conidiophores variés ; le sporogone issu de la germination de l'œuf est un asque primitif.

Supposons que la fécondation ait été retardée, cela revient à dire que les gamétanges du gamétophyte renferment des gamètes non fonctionnels. Le gamétophyte, continuant de végéter, se prolonge alors dans un appareil G′ nouveau dans le cycle évolutif. C'est dans cet appareil que se fait la karyogamie. Le cycle devient : F′

(4) *Sporophyte* + *gamétophyte* + G′ + *œuf* + *sporogone* + *sporophyte* +...

Cette formule convient aux Ascomycètes qui n'ont plus de gamétanges fonctionnels. La karyogamie a lieu en F′, elle donne un œuf qui germe en un asque.

Le retard dans la fécondation a causé la formation d'un

organe nouveau G' qui, avec les hyphes qui l'entourent, forme un périthèce. L'appareil qui prolonge le gamétophyte est un gamétophore et sa production est comparable à celle du conidiophore aux dépens du sporange ; il y a eu *retard dans la karyogamie* comme il y a eu *retard dans la formation des spores*. De même que tout vestige de sporange a disparu dans les conidiophores les plus évolués, toute trace de gamétange a disparu chez la plupart des Champignons supérieurs. Ce n'est que chez les Ascomycètes que des traces peuvent être retrouvées chez quelques genres ; chez les Basidiomycètes elles ont complètement disparu.

En résumé, les progrès de l'évolution des appareils de la reproduction asexuelle se sont faits d'une part grâce au manque d'individualisation des spores, d'autre part grâce au déplacement du lieu et du temps de leur formation. Les organes de la reproduction sexuelle ont évolué d'une manière parallèle en suivant les mêmes principes. Manque d'individualisation des gamètes, déplacement de la karyogamie sexuelle nous paraissent, chez les êtres que nous venons d'étudier, les facteurs prépondérants de l'évolution de la sexualité.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Agardh. — *Synopsis algarum Scandinaviae*, p. 46, 1817.

Arnoldi. — *Einführung in das Studium der niederen Organismen* (en russe), 1908.

Atkinson. — *The morphology of* Zygorhynchus *and its relations to the Ascomycetes* (Science, N. S., t. XXV, p. 151, 1912).

Bachmann (H.). — Mortierella Van Tieghemi, *Beitrag zur Physiologie der Pilze* (Jahr. f. wiss. Bot., t. XXXIV, p. 279, 1899).

Bainier (G.). — *Deux nouvelles espèces de* Syncephalastrum (Mycothèque de l'Ecole de Pharmacie de Paris. Bull. Soc. Myc. de France, t. XXIII, 1907).

de Bary (A.) et Woronin (M.). — *Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze*, 1866, 1870.

de Bary (A.). — (Botanische Zeitung, vol. XXXII, p. 105, 1874).

Behrens. — *Einige Beobachtungen über die Entwicklung des Oogons und der Oosphäre von* Vaucheria (Ber. d. d. Bot. Ges., t. VIII, p. 341, 1890).

Berkeley. — *The fungi of Ceylan.* (Journ. of. the Linn. Soc. Bot., vol. XI, p. 559, 1871).

Berlese (A. N.) et de Toni (J.-B.). — *Phycomyceteae* (Sylloge Fungorum de Saccardo, vol. VII, 1888).

Berthold. — *Studien über Protoplasmamechanik*, 1886.

Blakeslee (A F.)[1]. — *Zygospore formation, a sexual process* (Science, N.S., vol. XIX, n° 492, p. 864-866 ; June 3, 1904).

Blakeslee (A. F.)[2]. — *Sexual reproduction in the Mucorineae* (Contribution from the cryptogamic laboratory of Harward Univ., LVIII. — Proceed. of the Amer. Acad. of Arts and Sc., vol. XL, n° 4, August 1904).

Blakeslee (A. F.). — *Two conidia-bearing Fungi*, Cunninghamella *and* Thamnocephalis *n. gen.* (Bot. Gaz., 1905).

Blakeslee (A. F.)[1]. — *Zygospore germinations in the Mucorineae* (Ann. Mycol., vol. IV, n° 1, 1906).

Blakeslee (A. F.)[2]. — *Zygospores and sexual strains in the common bread-mould*, Rhizopus nigricans. (Science, N. S., vol. XXIV, p. 118-122, 1906).

Blakeslee (A. F.) — *Heterothallism in bread-mold*, Rhizopus nigricans (Bot. Gaz., t. XLIII, p. 414-418, juin 1907).

Blakeslee (**A. F.**). — *Conjugation in the heterogamic genus* Zygorhynchus. (Myc. Centrbl., Bd. 2, p. 241, 1913).

Brefeld (**O.**). — *Untersuchungen über Schimmelpilze*, II, 1872 ; IV, 1881.

Brefeld (**O.**). — *Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der Mykologie*, IX, 1891 ; X, 1892.

Breslauer (**Mme A**). — *A propos du dimorphisme sexuel des Mucorinées* (Bull. Soc Bot. Genève, p. 228, 1912).

Büsgen. — *Die Entwickelung der Phycomycetensporangien* (Jahr. f. wiss. Bot. Bd 13, 1882).

Campbell (**D. H.**). — *Some abnormal forms of* Vaucheria (American Naturalist, t. XX, p. 552, 1886).

Chamberlain (**Ch. J.**). — *Methods in Plant histology*, 2e éd., Chicago, 1905.

Claussen (**P.**). — *Ueber Eientwicklung und Befruchtung bei* Saprolegnia monoïca (Ber. d. d. Bot. Ges. Festchr., t. XXVI, p. 144-161, 1908).

Cohn. — Cf. Schrœter, 1886.

Corda. — *Icones fungorum*, t. II, 1838.

Cormick (**Miss Fl. Mc**). — *Homothallic conjugating in* Rhizopus (Bot. Gaz., p. 229-230, mars 1911).

Cormick (**Miss Fl. Mc**). — *Development of the zygospore of* Rhizopus nigricans (Bot. Gaz., p. 66-67, janv. 1912).

Costantin. — *Les Mucédinées simples* (Paris, 1888).

Cunningham. — Choanephora (Trans. Linn. Soc., ser. 2, Bot., vol. I, 1878).

Dale (**Miss E.**). — *On the Morphology and Cytology of* Aspergillus repens *de Bary* (Ann. Mycol., vol. VII, no 3, p. 215-225, 1909).

Dangeard (**P. A.**) et **Léger** (**M.**) [1]. — *Recherches sur la structure des Mucorinées* (C. R. Ac. Sc., 19 février 1894).

Dangeard (**P. A.**) et **Léger** (**M.**) [2]. — *La reproduction sexuelle des Mucorinées* (C. R. Ac. Sc., 5 mars 1894).

Dangeard (**P. A.**) [3]. — *Recherches sur la reproduction sexuelle des Champignons* (Le Bot., t. III, p. 221-281, 1894).

Dangeard (**P. A.**) [4]. — *La reproduction sexuelle de l'*Entyloma Glaucii (Le Bot., t. IV, p. 12-17, 1894).

Dangeard (**P. A.**) et **Sappin-Trouffy.** — *Réponse à une note de MM. G. Poirault et Raciborski sur la karyokinèse chez les Urédinées* (Le Bot., série IV, 1895).

Dangeard (**P. A.**). — *Théorie de la sexualité* (Le Bot., série VI, p. 263-290; 1899).

Dangeard (**P. A.**). — *La reproduction sexuelle des Champignons supérieurs comparée à celle de l'* Actinosphœrium (Bull. Soc. Myc. Fr., t. XVII, p. 100, 1901).

Dangeard (**P. A.**). — *Un nouveau genre de Chytridiacées, le* Rhabdium acutum (Le Bot., t. IX, p. 21-23, 1903).

Dangeard (**P. A.**) [1]. — *La fécondation nucléaire chez les Mucorinées* (C. R. Ac. Sc., 12 mars 1906).

Dangeard (**P. A.**) [2]. — *Les ancêtres des champignons supérieurs* (Le Bot., t. IX, 1903 à 1906).

Dangeard (P. A.). — *Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes* (Le Bot., t. X, 1907).

Davis (B. M.) — *Oogenesis in* Saprolegnia (Bot. Gaz., t. XXXV, p. 233, 1903).

Davis (B. M.). — *Oogenesis in* Vaucheria (Bot. Gaz., vol. XXXVIII, 1904).

Desroche (P.) [1]. — *Transformation expérimentale de* Vaucheria terrestris *en* Vaucheria geminata (C. R. Soc. Biol., p. 968, 4 juin 1910).

Desroche (P.) [2]. — *Sur une transformation de la sexualité provoquée chez une Vaucherie* (C. R. Soc. Biol., p. 998, 11 juin 1910).

Ehrenberg. — *Sylvæ Mycologicæ*, 1818.

Ehrenberg. — *Nova acta Acad. Leop.*, p. 198, 1820.

Ehrenberg. — *Verhandl der Gesellsch Natur. Freund. zu Berlin*, I, p. 98, 1829.

Federley (H.). — *Die Copulation der Conidien bei* Ustilago Tragopogi pratensis *Pers.* (Œfversigt af Finska Vetensk. Soc. Forhandlinger, t. XLVI, n° 2, 1904).

Fischer (A.) — *Phycomyceten* (Rabenhorst's Kryptogamen Flora, 1892).

Golenkin. — *Algologische Mitteilungen* (Bull. d. Nat. de Moscou, 1899).

Grossman (H.). — *The occurence of* Zygorhynchus Moelleri *in Michigan* (13th. Report Michigan Academy of Science, p. 201-207, 1911).

Grüber (E.). — *Ueber das Verhalten der Zellkerne in den Zygosporen von* Sporodinia grandis (Ber. d. d. Bot Ges., Bd 19, H. 2, taf. 2, p. 51-55, 1901).

Grüber (E.). — *Einige Beobachtungen über den Befruchtungsvorgang bei* Zygorhynchus Molleri *Vuill.* (Ber. d. d Bot. Ges., Bd 30, H. 3, 1912).

Guéguen (F.) [1]. — *Recherches sur le* Mucor sphaerosporus *Hagem. Les variations et la cytologie de ses chlamydospores* (Journ. of Bot., t. XXII, p. 215-243 10 nov. 1909).

Guéguen (F.) [2]. — *Sur le développement des Chlamydospores du* Mucor sphaerosporus *Hagem et leur structure en milieux fixes et en milieux agités.* (C. R. Soc. Biol., LXVII, p. 523-524, 1909).

Guéguen (F.) [3]. — *Sur l'existence de sclérotes chez une Mucorinée* (C. R. Ac. Sc., t. CXLIX, p. 868-870, 15 nov. 1909).

Guilliermond (A.). — *A propos des corpuscules métachromatiques ou grains de volutine* (Archiv. f. Protistenk., t. XIX, p. 289-309, 1910).

Hagem (O.). — *Untersuchungen über norwegische Mucorineen* (Videnskabsselskabets Skrifter, I Math. Naturv. Klasse, n° 7, Christiana, 1907).

Hagem (O.). — *Neue Untersuchungen über norwegische Mucorineen* (Ann. Mycol., vol. VIII, n° 3, p. 265-286, 1910).

Harper (R. A.). — *Beiträge zur Kenntniss der Kernteilung und Sporenbildung im Ascus* (Ber. d. d. Bot. Ges., t. XIII, 1895).

Harper (R. A.). — *Ueber das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwickelung einiger Ascomyceten* (Jahr. f. wiss. Bot., t. XXIX, p. 656, 1896).

Harper (R. A.) [1]. — *Nuclear phenomena in certain stages in the development of the smuts* (Trans. of the Wisc. Acad., t. XII, part II, p. 475-498, 1899).

Harper (R. A.) [2]. — *Cell Division in Sporangia and Asci* (Ann. of Bot., t. XIII, n° 52, p. 467-525, déc. 1899).
Harper (R. A.). — *Sexual reproduction and the organization of the nucleus in certain Mildews* (Carnegie Institution of Washington, n° 37, 1905).
Heidinger. — *Die Entwickelung der Sexualorgane bei* Vaucheria (Ber. d. d. Bot. Ges., Bd 26, p. 313, 1908).
Henckel. — *Einige Beobachtungen zur Histologie der Mucoraceen* [Scripta botanica Horti Univers. Petropolitanæ, fasc. 23, p. 124-130 (russe) et 131-132 (résumé allemand), 1905-1906].
Hick (T.). — *On a case of apogamy in* Vaucheria hamata (*Vauch.*) *Lyngb.* (Bot. Jahresber., t. XVIII, 1, p. 266, 1890).
de Istvánffi (Gy.). — *A penészek sejt magvàról* (De fungorum nucleis) (Magyar Növénytani Lapok XIII, p. 33-46, 1889).
de Istvánffi (Gy.). — *Ueber die Rolle der Zellkerne bei der Entwickelung der Pilze* (Ber. d. d. Bot. Ges., t. XIII, p. 452-467, 1895).
Klebahn. — *Studien über Zygoten* (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd 24, p. 237, 1892).
Korpatchewska (Mlle I.). — *Sur le dimorphisme physiologique de quelques Mucorinées hétérothalliques* (Bull. Soc. Bot. Genève, vol. I, 1909).
Kunze. — *Mykologische Hefte, II*, p. 113, 1823.
von Kurssanow. — *Ueber die Teilung der Kerne bei* Vaucheria (Moskau, 1911).
Léger (M.) [1]. — *Recherches histologiques sur le développement des Mucorinées* (C. R. Ac. Sc., 18 mars 1895).
Léger (M.) [2]. — *Structure et développement de la zygospore du* Sporodinia grandis (Rev. gén. de Bot., t. VII, p. 481, 1895).
Léger (M.). — *Recherches sur la structure des Mucorinées* (Thèse Paris, Poitiers, 1896).
Lendner (A.). — *Sur quelques Mucorinées* (Bull. de l'Herbier Boissier, 2e série, t. VII, 1907).
Lendner (A.) [1]. — (Bull. de l'Herbier Boissier, 2e série, t. VIII, n° 1, janv. 1908).
Lendner (A.) [2]. — *Recherches histologiques sur les zygospores du* Sporodinia grandis (Bull. de l'Herbier Boissier, 2e série, t. VIII, p. 77, 1908).
Lendner (A.) [3]. — *Les Mucorinées de la Suisse* (Matériaux pour la flore cryptogamique de la Suisse, vol. III, fasc. I. Berne, 1908).
Lendner (A.). — *Observations sur les zygospores des Mucorinées* (Bull. Soc. Bot. de Genève, 2e série, vol. II, p. 56-59, 1910).
Le Roy Harvey (H.). — *Branching sporangiophores of* Rhizopus (Bot. Gaz., vol. XLIV, n° 5, p. 382, nov. 1907).
Link. — *Species plantarum*, t. VI, 1824.
Lutman (B. F.). — *Some contributions to the life history and cytology of the Smuts* (Trans. Wis. Acad., t. XVI, part. II, p. 1191-1244, 1910).
Maire (R.). — *Sur le développement saprophytique et sur la structure cytologique des sporidies-levures chez* Ustilago Maydis (Bull. Soc. Myc. Fr., t. XIV, p. 161-173, 1898).

Maire (R.). — *Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes* (Thèse, Paris, 1902).

Maire (R.). — *Analyse d'un article de Pavillard : Remarques sur l'évolution des Urédinées* (Myc. Centralbl. 1912).

Mangin. — *Observations sur la membrane des Mucorinées* (Journ. de Bot., t. XIII, p. 209, 276, 307, 339, 371 ; 1899).

Matruchot (L.). — *Sur la structure du protoplasma fondamental dans une espèce de* Mortierella (C. R. Ac. Sc., t. CXXIII, p. 1321, 28 déc. 1896).

Matruchot (L.)[1]. — *Sur la structure et l'évolution du protoplasma des Mucorinées* (C. R. Ac. Sc., t. CXXVI, p. 1363, 9 mai 1898).

Matruchot (L.)[2]. — *Sur une méthode de coloration du protoplasma par les pigments bactériens* (C. R. Ac. Sc., t. CXXVII, p. 830, 21 nov. 1898).

Matruchot (L.)[3]. — *Sur une méthode de coloration du protoplasma par les pigments des Champignons* (C. R. Ac. Sc., t. CXXVII, p. 881, 28 nov. 1898).

Matruchot (L.). — *Sur une structure particulière du protoplasma chez une Mucorinée et sur une propriété générale des pigments bactériens et fongiques* (Miscellan. biol. dédiées au prof. A. Giard, p. 452-475; 1899 — et Revue gén. de Bot., t. XII, 1900).

Matruchot (L.). — *Une Mucorinée purement conidienne*, Cunninghamella Africana (Ann. Mycol., t. I, 1903).

Miyakè. — *The fertilization of* Pythium de Baryanum (Ann. of. Bot., 1901).

Moreau (F.)[1]. — *Première note sur les Mucorinées. Le noyau au repos. Le noyau en division : mitose et amitose* (Bull. Soc. Myc. France, t. XXVII, 2e fasc., p. 204-209, 1911).

Moreau (F.)[2]. — *Deuxième note sur les Mucorinées. Fusions de noyaux et dégénérescence nucléaire dans la zygospore. Fusions de noyaux sans signification sexuelle* (Bull. Soc. Myc. Fr., t. XXVII, 3e fasc., p. 334-341, 1911).

Moreau (F.)[3]. — *Sur des éléments chromatiques extranucléaires chez les* Vaucheria (Bull. Soc. Bot. Fr., t. LVIII, p. 452-455, 1911).

Moreau (F.)[4]. — *Les phénomènes intimes de la reproduction sexuelle chez quelques Mucorinées hétérogames* (Bull. Soc. Bot. Fr., p. 618-623, 1911).

Moreau (F.)[1]. — *Sur la reproduction sexuée de* Zygorhynchus Moelleri *Vuill.* (C. R. Soc. Biol., t. LXXIII, p. 14, 6 juillet 1912).

Moreau (F.)[2]. — *Une nouvelle Mucorinée hétérogame* Zygorhynchus Dangeardi, *sp. nov.* (Bull. Soc. Bot. Fr., p. LXVII-LXX, session extraordinaire, 1912).

Moreau (F.)[3]. — *Les phénomènes morphologiques de la reproduction sexuelle chez le* Zygorhynchus Dangeardi *Moreau* (Bull. Soc. Bot. Fr., p. 717-719, 22 nov. 1912).

Moreau (F.) et **Moreau** (Mme F.). — *Les corpuscules métachromatiques et la phagocytose* (Bull. Soc. Myc. Fr., t. XXIX, p. 170-173, 1912).

Moreau (F.)[1]. — *Les karyogamies multiples de la zygospore de* Rhizopus nigricans (Bull. Soc. Bot. Fr., 1913).

Moreau (F.)[2]. — *Une nouvelle espèce de* Circinella, C. conica *nov. sp.* (Bull. Soc. Myc. Fr., séance du 3 avril 1913).

Moreau (F.)[3]. — *Une nouvelle espèce de* Rhizopus, R. ramosus *nov. sp.* (Bull. Soc. Bot. Fr., séance du 11 avril 1913).

Moreau (F.)[4]. — *Une nouvelle Mucorinée du sol,* Zygorhynchus Bernardi *nov. sp.* (Bull. Soc. Bot. Fr., 1913).

Moreau (F.)[5]. — *Sur une nouvelle espèce d'*Œdocephalum (Bull. Soc. Myc. Fr., 1913).

Moreau (F.)[6]. — *Étude histologique de la bulbillose des lames chez un Agaric.* (Bull. Soc. Myc. Fr. 1913).

Moreau (Mme F.)[1]. — *Les corpuscules métachromatiques chez les Algues* (Bull. Soc. Bot. Fr. 1913).

Moreau (Mme F.)[2]. — *Les phénomènes de la karyokinèse chez les Urédinées* (Bull. Soc. Bot. Fr., 1913).

Nadson (G.-M.) et **Brullova** (L.-P.). — *Zellkerne und metachromatische Körner bei* Vaucheria (Bull. Jard. Bot. Imp. St-Pétersb., nos 5-6, 1908).

Namylowski (B.). — Rhizopus nigricans *et les conditions de la formation de ses zygospores* (Bull. Ac. Sc. de Cracovie, Cl. des sc. math. et nat., p. 676-692, juillet 1906).

Namylowski (B.). — Zygorhynchus Vuilleminii : *une nouvelle Mucorinée isolée du sol et cultivée* (Ann. Mycol., vol. VIII, no 2, 1910).

Nichols (G.). — *Abnormal fruiting of* Vaucheria (Bot. Gaz., t. XX, p. 268, 1895).

Oltmanns (F.). — *Ueber die Entwickelung der Sexualorgane bei* Vaucheria (Flora, t. LXXX, p. 388-420, 1895).

Oudemans (C.). — (Archives néerlandaises, vol. VIII, p. 42, 1873).

Oudemans (C.). — *Revision des Champignons des Pays-Bas*, II, 1897.

Oudemans (C.). — Contribution à la flore mycologique des Pays-Bas, XIX, sér. 2 (Arch. néerl., 2, p. 276, 1901).

Patouillard (N.). — *Champignons Algéro-Tunisiens nouveaux ou peu connus* (Bull. Soc. Myc. Fr., t. XVII, p. 182, 1901).

Patouillard (N.). — (Bull. Soc. Myc. Fr., t. XXIX, 1913).

Persoon. — *Synopsis methodica fungorum*, 1801.

Pringsheim (N.). — *Ueber die Befruchtung und Keimung der Algen und das Wesen des Zeugungsaktes* (Monatsber. d. Akad. d. wiss. Ges. Abh. 1, Berlin 1855).

Ramsbottom (J.). — *Analyse de l'article de Grossmann (1911) : The occurence of* Zygorhynchus Moelleri *in Michigan* (Myc. Centralbl., p. 375, nov. 1912).

Rabenhorst. — *Flora Europea Algarum* (1868).

vom Rath (O.). — *Ueber die Bedeutung der amitotischen Kerntheilung im Hoden.* (Zool. Anz. 1891).

Rawitscher (F.). — *Beiträge zur Kenntniss der Ustilagineen* Zeits. f. Bot., 4e Jahrg, H. 10, p. 673-706, 1912).

Reinsch. — *Eine neue* Vaucheria *der Corniculatae, sowie über gynandrische Bildung bei* Vaucheria (Ber. d. d. Bot. Ges., t. V, p. 189-192, mai 1887).

Schmidt (**E.-W.**). — Œdocephalum glomerulosum *Harz.*, *Nebenfruchtformen zu* Pyronema omphaloïdes (Bull.) Fckl. (Centrbl. f. Bakt., Abt. 2, 1909).
Schmitz (**F.**). — *Ueber die Zellkerne der Thallophyten* (Sitz. Ber. d. niederrhein. Ges. in Bonn., p. 345, 1879).
Schrœter (**J.**). — *Kryptogamen Flora von Schlesien*, 1886.
Schrœter (**J**). — *Mucorineæ* (Engler et Prantl : Die natürlichen Pflanzen familien, 1897).
Stadel (**O.**). — *Ueber einen neuen Pilz*, Cunninghamella Bertholletiæ (Diss. Kiel, in-8°, 35 p., 1911).
Stevens (**F.-L.**). — *The compound oosphere of* Albugo Bliti (Bot. Gaz., t. XXVIII, p. 149, 1899).
Stevens (**F.-L.**). — *Gametogenesis and fertilization in Albugo* (Bot. Gaz., t. XXXII, p. 77, 1901).
Stevens (**F.-L.**) et **Stevens** (**A.-C.**). — *Mitosis of the primary nucleus in* Synchytrium decipiens (Bot. Gaz., t. XXXV, p. 405, 1903).
Strasburger (**E.**). — *Zellbildung und Zellteilung*, 3 Aufl. Iena, 1880.
Swingle (**D.-B.**). — *Formation of the spores in the sporangia of* Rhizopus nigricans *and of* Phycomyces nitens (N. S. Dept. Agric. Bur. Pet. Ind. Bull., t. XXXVII, p 9-40, 1903).
Thaxter (**R.**). — *On certain new or peculiar N. American Hyphomycetes*, I. Œdocephalum, Rhopalomyces *and* Sigmoideomyces (Bot. Gaz., vol. XVI, 1891).
Thaxter (**R.**). — *New or peculiar Zygomycetes* Syncephelastrum *and* Syncephalis (Bot. Gaz., t. XXIV, p. 1, 1897).
Thaxter (**R.**). — *Mycological Notes : A new England* Choanephora (Rhodora, vol. V, 1903).
Trentepohl. — *Die Algen des Süsswassers nach ihren Entwicklungsstufen dargestellt* (Bamberg, 1814).
Trow. — *On the fertilization in the Saprolegniae* (Ann. of Bot., t. XVIII, 1904).
Unger (**Fr.**). — *Die Pflanze im Moment der Tierwerdung* (Wien, 1843).
Van Tieghem et **Le Monnier**. — *Recherches sur les Mucorinées* (Ann. Sc. Nat., 5e série, t. XVII, p. 261-399, 1873).
Van Tieghem. — *Nouvelles recherches sur les Mucorinées* (Ann. Sc. Nat., 6e série, t. I, 1875).
Van Tieghem. — *Troisième mémoire sur les Mucorinées* (Ann. Sc. Nat., 4e série, 1876).
Vaucher (**J.-B.**). — *Histoire des Conferves d'eau douce contenant leurs différents modes de reproduction et la description de leurs principales espèces suivie de l'histoire des Tremelles et des Ulves d'eau douce* (Genève, 1803).
Villard (**J.**). — *Contribution à l'étude cytologique des Zoochlorelles* (C. R. Ac. Sc., 25 mai 1903).
Vuillemin (**P.**) [1]. — *Sur le Polymorphisme des Pezizes* (Ass. franç. pour l'Av. des Sc., Congrès de Nancy, 1886).

Vuillemin (P.)[2]. — *Sur un cas particulier de la conjugaison des Mucorinées* (Bull. Soc. Bot. Fr., 2e série, t, VIII, p. 236-238, 30 avril 1886).

Vuillemin (P.). — *Etudes biologiques sur les Champignons* (Bull. Soc. des Sc. de Nancy, 1887).

Vuillemin (P.). — *Les Céphalidées* (Bull. Soc. des Sc. de Nancy, 1902).

Vuillemin (P.)[1]. — *Importance taxinomique de l'appareil zygosporé des Mucorinées* (Bull. Soc. Myc. Fr., t. XIX, p. 106-118, 1903).

Vuillemin (P.)[2]. — *Le genre* Tieghemella *et la série des Absidiées* (Bull. Soc. Myc. Fr., t. XIX, p. 119-127, 1903).

Vuillemin (P.). — *Les bases actuelles de la systématique en mycologie* (Progressus rei botanicae, Bd II, p. 1-171, 1908).

Vuillemin (P.). — *Matériaux pour une classification rationnelle des* Fungi imperfecti (C. R. Ac. Sc., p. 883-884, 4 avril 1910).

Vuillemin (P.). — *Les Conidiosporés* (Bull. Soc. des Sc. de Nancy, 1910).

Wasielewski. — *Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntniss der Amitose* (Jahrb. f. wiss. bot., t. XXXVIII, p. 377-420, 1904).

Wehmer. — *Der* Mucor *der Hanfrötte*, Mucor hiemalis *nov. sp.* (Ann. Mycol., vol. I, n° 1, p. 37-41, 1903).

de **Wèvre** (A.). — *Le noyau des Mucorinées* (Bull. Soc. roy. de Bot. de Belgique, 1re partie, 1891).

Zopf (W.). — *Verhandl. des bot. Vereins der Provinz Brandeburg*, p. 101, juin 1876.

Zopf (W.). — *Ueber die Wurzelbraüne der Lupinen, eine neue Pilzkrankheit* (Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., Bd 1, p. 72-76, 1891).

SUR L'ACTION

DE LA

Radiation dans un mélange de substances colorantes

Par P.-A. DANGEARD

Les résultats qui vont suivre sont le résumé d'un grand nombre d'expériences sur l'effet de la radiation dans un mélange de substances colorantes.

J'ai montré précédemment que le spectre de décoloration de la chlorophylle était semblable à son spectre d'absorption (1) ; autrement dit, les rayons absorbés agissent seuls sur la décoloration.

Le dernier spectrogramme que nous avons obtenu avec l'extrait alcoolique de chlorophylle accusait, au bout de quatre jours d'expérience, six bandes de décoloration dont la netteté et l'importance étaient en relation directe avec l'absorption.

La bande I s'étendait	de λ 670	à λ 640.
II	615	— 600.
III	585	— 555.
IV	535	— 525.
V	500	— 490.
VI	455	

Ces bandes correspondent aux bandes des chlorophyllines α et β (Tsvett). Nos photographies permettent de déterminer l'ordre d'apparition des bandes, et par conséquent le degré

(1) *Le Botaniste*, série XII, p. 141.

d'activité de chacune d'elles pour un spectrographe donné et une source de radiation déterminée : cette source de radiation était ici la lampe Nernst.

Nous donnerons plus tard les détails nécessaires ; nous voulons aujourd'hui attirer l'attention sur des phénomènes photochimiques excessivement intéressants.

En mélangeant la chlorophylle avec diverses substances colorantes, et en particulier avec le pinaverdol, qui est d'une belle couleur rouge, voici ce que j'ai observé sur la plaque soumise à l'action des diverses radiations :

S'il s'agit d'un mélange de chlorophylle et de pinaverdol, celui-ci se trouve rapidement décoloré en face de la bande I de la chlorophylle, c'est-à-dire par les radiations de longueur d'ordre λ 670 650.

Il suffit d'une demi-heure pour que la bande I soit dessinée par l'effet d'un commencement de destruction du pinaverdol à cet endroit : au bout de quelques heures, la ligne a une épaisseur un peu plus grande et la disparition du pinaverdol suivant cette ligne est complète.

Le pinaverdol est donc transformé et finalement détruit par l'énergie absorbée par la chlorophylle et non par la sienne propre.

Pour rendre l'expérience tout à fait démonstrative, une première moitié de la plaque est recouverte par le mélange chlorophylle et pinaverdol : le collodion qui recouvre la seconde moitié ne renferme que du pinaverdol.

Dans la première moitié, le pinaverdol se trouve détruit d'abord en face de la bande d'absorption de la chlorophylle (670-650), et un peu plus tard en face de ses propres bandes d'absorption (600-590) ; dans la seconde moitié, la couleur du pinaverdol ne subit aucune modification, sauf en face de son spectre propre d'absorption (600-590).

Nous avons ainsi démontré que dans un mélange, l'une des substances peut utiliser pour ses transformations l'énergie absorbée par une autre substance colorante : des radiations qui, dans les conditions ordinaires, sont complètement inactives sur

la décoloration du pinaverdol deviennent actives par suite de la présence de la chlorophylle.

Il est utile de remarquer *qu'il suffit de faibles traces de chlorophylle dans le mélange pour que la destruction du pinaverdol ait lieu par les radiations λ 670-650 : on pourrait même reconnaître par cette méthode des quantités de chlorophylle à peine décelables par le spectroscope sous grande épaisseur.* Si, avec une concentration moyenne de la chlorophylle, la bande I est déjà visible après une demi-heure d'exposition du spectre, par destruction du pinaverdol, la décoloration peut exiger vingt-quatre heures ou même davantage, *si la chlorophylle n'est qu'à l'état de traces.*

La chlorophylle reste active même lorsqu'elle a été retirée de la plante depuis longtemps : *des solutions extraites depuis un an et même davantage se sont comportées comme les solutions fraîches.*

Il était tout indiqué de répéter cette expérience en remplaçant la chlorophylle par d'autres pigments végétaux et d'autres substances colorantes.

Les Sulfuraires renferment, ainsi que Molisch l'a montré, deux pigments différents : la bactériochlorine et la bactériopurpurine.

La bactériochlorine possède un spectre d'absorption qui va dans la partie la plus réfrangible du spectre du violet jusqu'à λ 535 ; puis on trouve une bande assez large de 615 à 565 ; finalement une absorption de la partie la moins réfrangible du spectre s'étendant jusqu'a λ 650.

Nous avons montré précédemment que cette dernière n'était pas continue, qu'il existait des bandes d'absorption distinctes, vers λ 790-780 et λ 820-800.

Or, si on mélange de la bactériochlorine au pinaverdol, celui-ci se trouve transformé et détruit par ces mêmes radiations qui se trouvent dans la zone obscure du spectre : les bandes de la bactériochlorine sont rapidement mises en évidence par décoloration du pinaverdol.

L'énergie absorbée par la bactériochlorine a donc agi sur le pinaverdol, pour le transformer et finalement le détruire.

Une expérience très jolie et très démonstrative peut être réalisée de la manière suivante :

Sur un carton de papier blanc, remplaçant la plaque de verre, on étend, sur une moitié, le collodion renfermant le mélange de chlorophylle et de pinaverdol ; sur l'autre moitié, on étend un mélange de bactériochlorine et de pinaverdol.

L'action du spectre est rapide : au bout de 12 heures, l'une des moitiés du carton montre la bande I de la chlorophylle et aussi une décoloration en face de la bande d'absorption propre du pinaverdol. Dans l'autre moitié, la décoloration va jusqu'à λ 820-830 et les bandes d'absorption de la bactériochlorine sont dessinées.

La bactériopurpurine, de même que la xanthophylle, n'ont pas produit dans les mélanges précédents d'effet appréciable.

On peut induire de là, très probablement, que la *bactériochlorine*, qui agit comme la chlorophylle, en utilisant d'ailleurs d'autres radiations, est le pigment assimilateur des Sulfuraires.

Le pinaverdol n'est pas la seule substance qui puisse utiliser pour ses transformations chimiques l'énergie absorbée par une autre substance avec laquelle elle se trouve en mélange.

Nous avons vérifié le fait pour la cyanine, le pinachrome, le pinacyanol, etc. ; nous avons vu de même que le vert d'iode peut remplacer dans le mélange la chlorophylle ou la bactériochlorine.

On a ainsi devant soi un vaste champ de recherches avec un point de départ solide.

Les détails qui précèdent vont nous permettre maintenant d'analyser avec plus de précision ce qui se passe dans la décoloration de l'extrait chlorophyllien par les radiations du spectre.

Cet extrait, en dehors des chlorophyllines α et β, contient,

comme nous l'avons vu, des pigments jaunes ou carotinoïdes composés en proportion variable de carotine et de xanthophylles ; ces pigments ont leurs bandes d'absorption dans la partie la plus réfrangible du spectre ; *s'ils étaient isolés* dans la cellule, les rayons bleus et violets agiraient seuls sur eux ; *par le fait qu'ils sont en mélange avec la chlorophylle, les diverses radiations absorbées par la chlorophylle deviennent actives pour tous ces corps, comme elles l'étaient tout à l'heure pour le pinaverdol et la cyanine.*

C'est, en effet, ce que nous montre le spectrogramme de décoloration de la chlorophylle : il est facile de constater qu'en face de la bande I principalement, il n'existe plus après l'action du spectre aucune trace d'un pigment quelconque. L'utilisation de l'énergie absorbée par la chlorophylle pour les transformations des pigments qui l'accompagnent est facilement constatée par la décoloration et la destruction de ces pigments ; *mais il est évident que la propriété doit s'appliquer également aux substances incolores liquides ou gazeuses qui sont en contact avec la chlorophylle dans la cellule végétale.*

Comme l'action de la chlorophylle peut être observée en dehors de la plante, il sera probablement possible de provoquer et de suivre ces diverses transformations.

La sensibilisation des plaques photographiques se présente elle-même, ainsi qu'il résulte des anciennes expériences de Vogel et de Becquerel, comme un cas particulier de ce mode d'utilisation de l'énergie par l'intermédiaire d'une substance absorbant de l'énergie radiante au profit de celles qui l'accompagnent ou sont en contact avec elles (1).

(1) Nous profitons de l'occasion pour rectifier une des conclusions d'un précédent travail (Note sur les sensibilisateurs optiques, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, t. XII, 1912) : ce sont bien les bandes actives de la plaque sensibilisée qui correspondent aux bandes d'absorption des substances colorantes employées ; les phénomènes de fluorescence, s'ils interviennent, — ce qui est encore douteux, — ne jouent pas le rôle principal.

TABLE DES MATIÈRES

Poitiers. — Société française d'Imprimerie.

PLANCHE I [1]

Vaucheria uncinata. Ktz.

Fig. 1. — Fragment du thalle montrant les nombreux chloroleucites, les noyaux et des éléments chromatiques extranucléaires.

Fig. 2. — Jeune oogone et jeune anthéridie.

Fig. 3. — L'oogone se creuse d'une vacuole centrale.

Fig. 4. — Il se forme une cloison à la base de l'oogone multinucléé.

Fig. 5. — Dégénérescence de la plupart des noyaux de l'oogone. (Non à la chambre claire.)

(1) Toutes nos figures, sauf indication contraire, sont la reproduction de figures faites à la chambre claire. Le grossissement est en général de 1100 environ ; les exceptions seront signalées dans l'explication des planches.

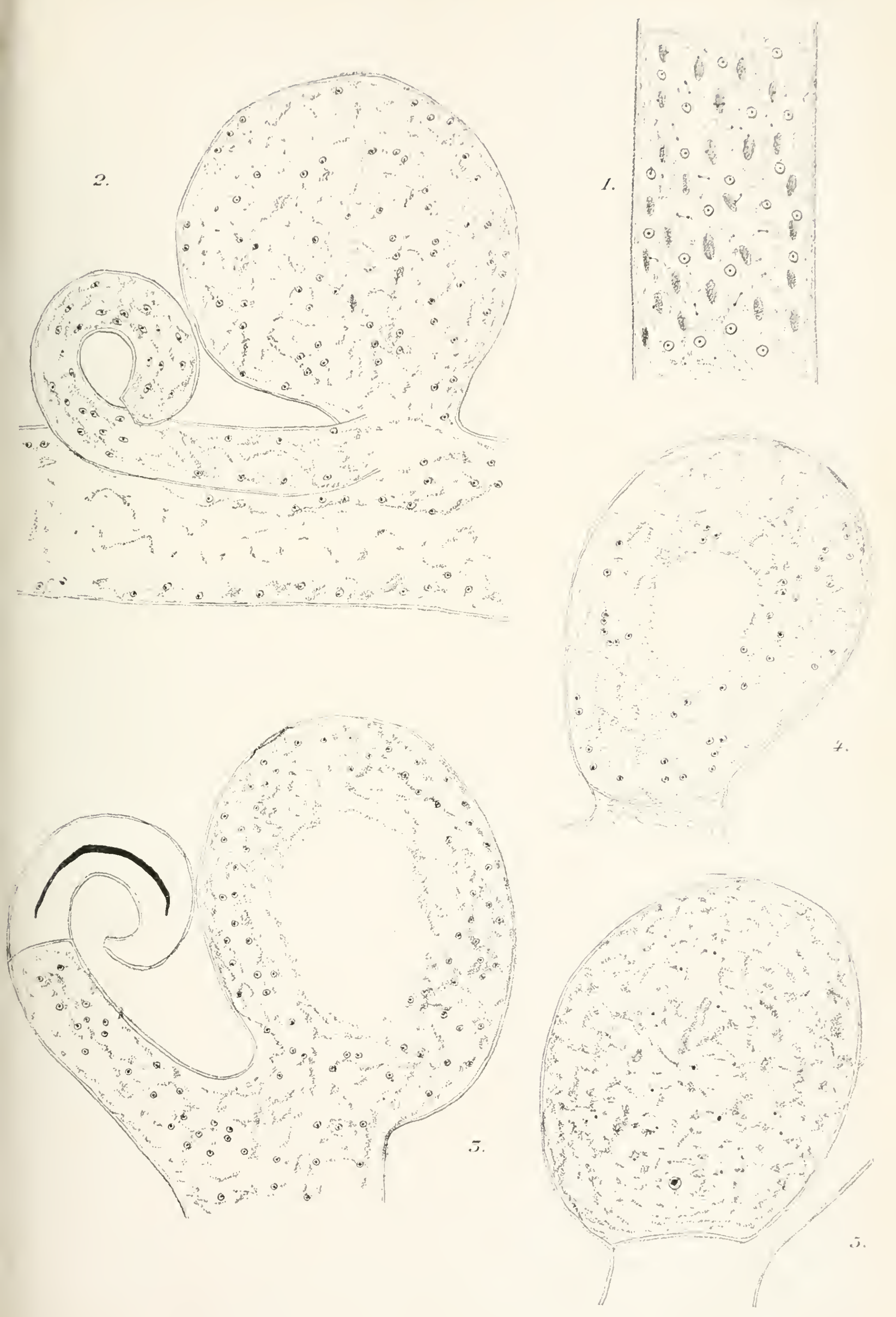

2.
1.
4.
3.
5.

PLANCHE II

Vaucheria uncinata Ktz.

Fig. 1-2. — Un seul noyau subsiste ; derniers vestiges des noyaux dégénérés. (Fig. 2 non à la chambre claire.)

Vaucheria geminata D. C. et *V. hamata* (Vauch.) Walz.

Fig. 3. — Un oogone d'une fructification de *V. geminata* donne deux filaments anthéridiens.

Fig. 4. — L'oogone avorté d'une fructification de *V. hamata* donne une fructification nouvelle de *V. hamata* dont l'oogone avorté donne à nouveau une fructification de *V. hamata*. (La figure 4 et les six suivantes sont reproduites avec un grossissement indéterminé.)

Fig. 5. — Une fructification de *V. geminata* dont un oogone est avorté et a donné une nouvelle fructification de *V. geminata*.

Fig. 6. — Une fructification de *V. hamata* dont l'oogone est avorté et a donné une fructification de *V. geminata*.

Fig. 7. — Une fructification de *V. hamata* dont le rameau femelle avorte deux fois et donne enfin une nouvelle fructification de *V. hamata*.

Fig. 8. — Une fructification de *V. geminata* dont un rameau femelle avorte plusieurs fois et porte à son extrémité une fructification de *V. hamata*.

Fig. 9. — Une fructification de *V. hamata* dont l'anthéridie est avortée et a donné une fructification de *V. geminata* avec une anthéridie latérale supplémentaire.

Fig. 10. — Un même thalle portant côte à côte des fructifications de *V. geminata* et de *V. hamata*.

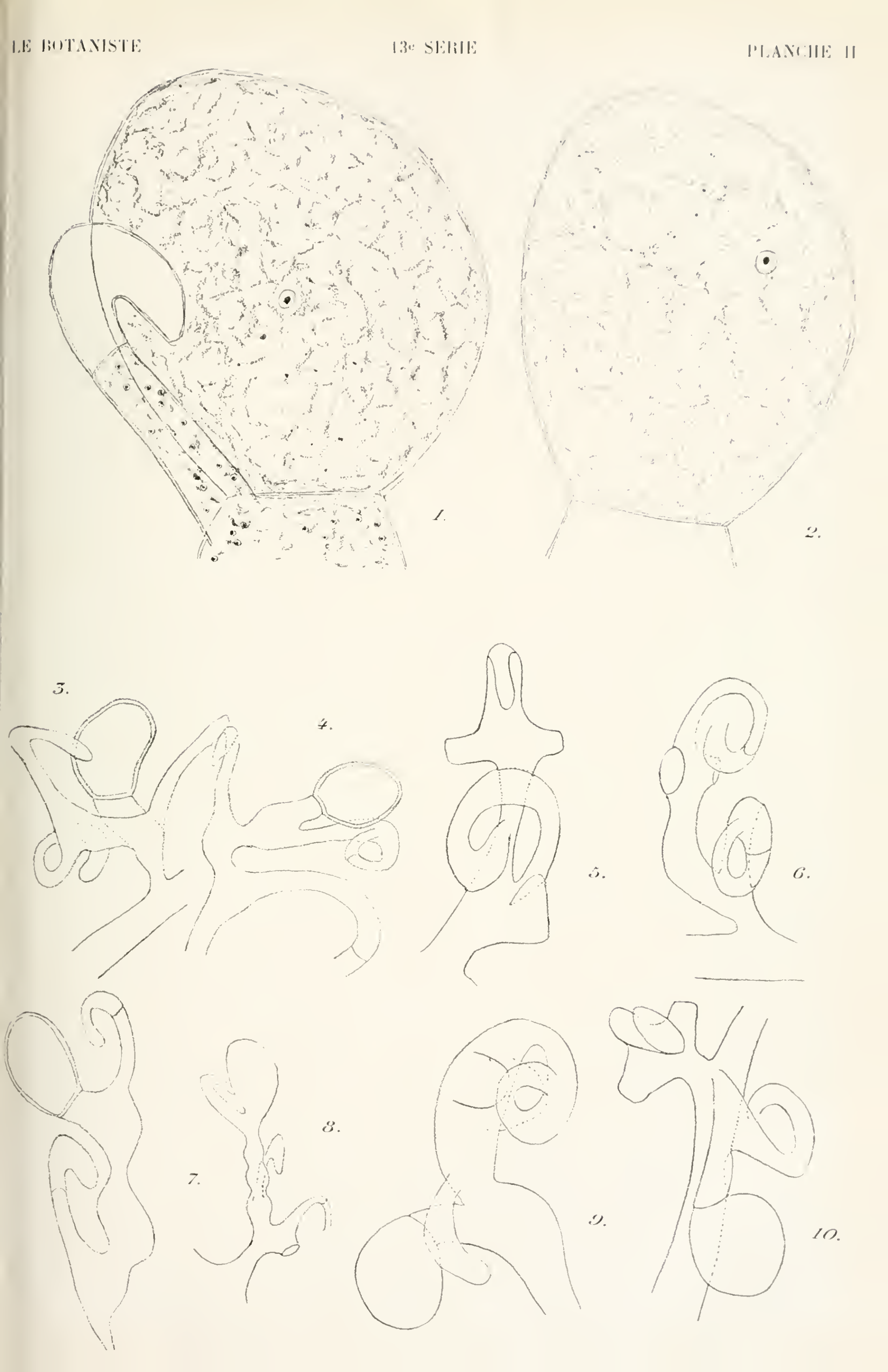

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.

PLANCHE III

Cunninghamella echinulata. Thaxter.

Fig. 1 — Thalle.

Chætostylum Fresenii. Van Tiegh. et Le Monnier.

Fig. 2. — Thalle ; deux noyaux montrent un centrosome extranucléaire (même grossissement que fig. 1).

Zygorhynchus Moelleri. Vuill.

Fig. 3. — Thalle ; noyaux en amitose.
Fig. 4. — Chlamydospore.
Fig. 5. — Noyaux au repos, centrosomes extranucléaires. (Les fig. 5 à 26 sont reproduites avec un grossissement de 3000 environ.)

Mucor sylvaticus. Hagem.

Fig. 6. — Noyaux au repos, centrosomes extranucléaires.
Fig. 7. — Début d'une mitose, le centrosome s'est divisé en deux.
Fig. 8. — Fuseau dans une zygospore.
Fig. 9. — Plaque équatoriale dans un filament.
Fig. 10-11. — Débuts d'anaphase dans un filament.
Fig. 12. — Stade tonnelet dans un filament.
Fig. 13-14. — Reconstitution de nouveaux noyaux dans un filament.

Mucor hiemalis. Wehmer.

Fig. 15. — Un stade de la division du noyau dans un filament.

Phycomyces nitens. (Agardh) Kunze.

Fig. 16-17-18. — Plaques équatoriales dans un jeune sporange.
Fig. 19. — Anaphase dans le jeune sporange.
Fig. 20-21-22 23. — Plaques équatoriales dans les suspenseurs.
Fig. 24-25-26. — Anaphases dans les suspenseurs.

Circinella conica. Moreau.

Fig. 27. — Jeune sporange.
Fig. 28. — Séparation des protospores uninucléées.
Fig. 29. — Spores plurinucléées dans le sporange à maturité.

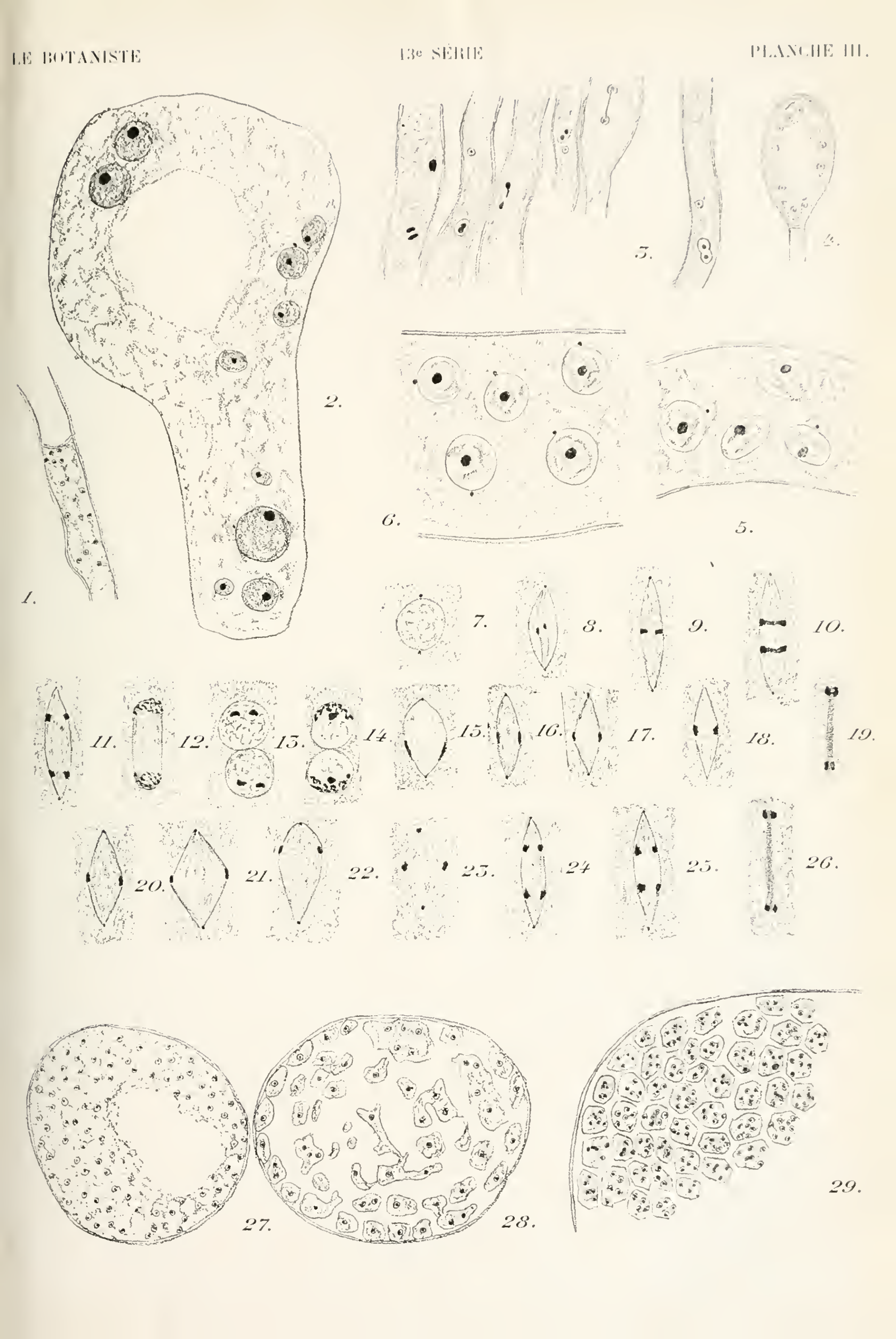

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24
25.
26.
27.
28.
29.

PLANCHE IV

Rhizopus nigricans. Ehrenberg.

Fig. 1. — Portion de jeune sporange. (Non à la chambre claire.)

Fig. 2. — Portion de sporange un peu plus âgé. (Non à la chambre claire.)

Fig. 3. — Portion de columelle avec noyaux chromatiques, amitoses et karyogamies. (Non à la chambre claire.)

Fig. 4. — Séparation des spores plurinucléées. (Non à la chambre claire.)

Fig. 5. — Les spores plurinucléées dans le sporange.

Phycomyces nitens. (Agardh) Kunze.

Fig. 6. — Jeune sporange; noyaux en mitose.

Fig. 7. — Séparation de spores plurinucléées.

Fig. 8. — Spores mûres.

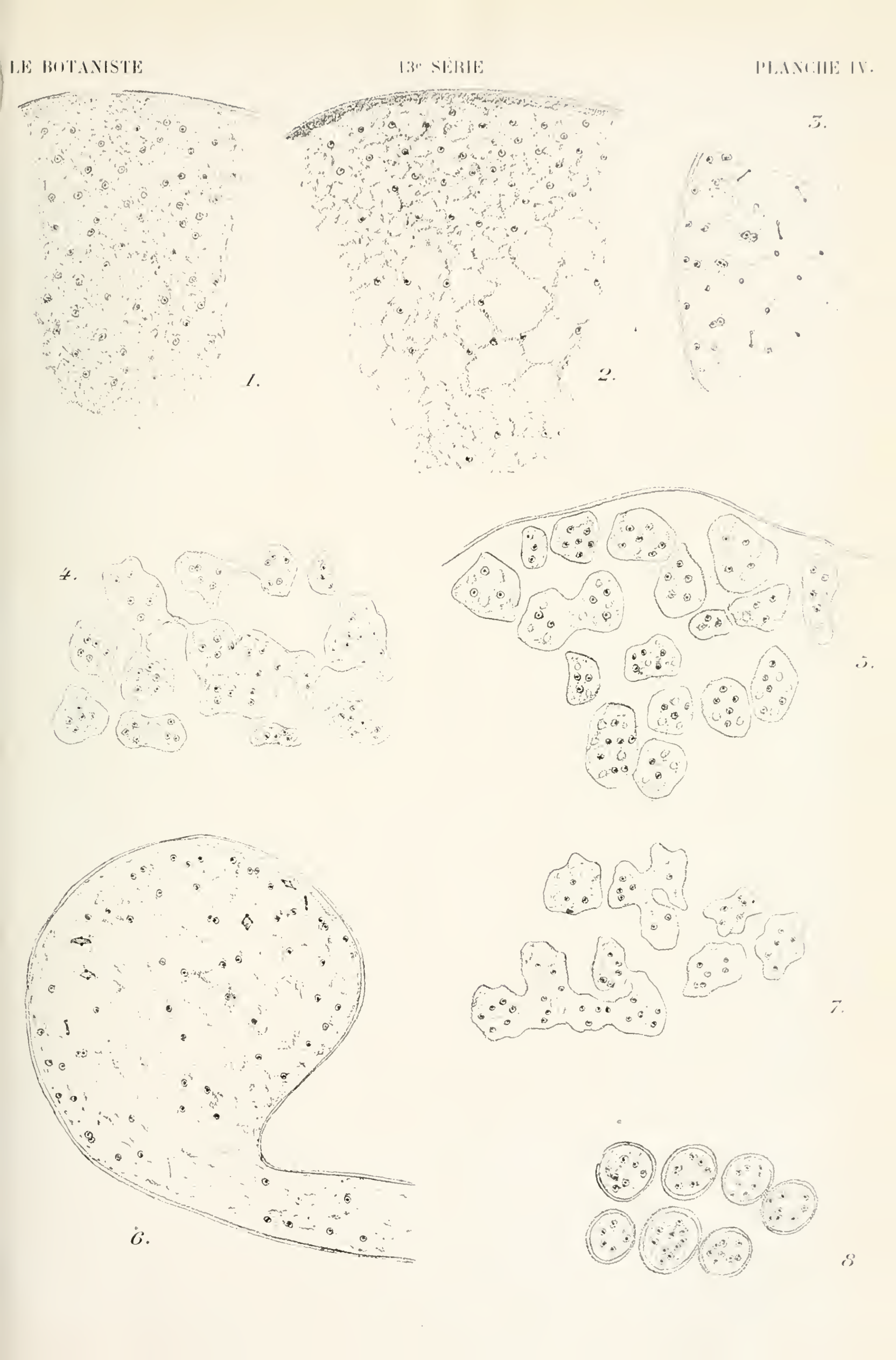

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8

PLANCHE V

Rhizopus ramosus. Moreau.

Fig. 1-2. — Sporangiophores ramifiés. (Grossissement indéterminé pour les fig. 1 à 7.)

Fig. 3. — Renflement sur le trajet d'un sporangiophore.

Fig. 4. — Sporangiophore ramifié ; au point de bifurcation il montre un renflement, vestige d'un sporange avorté.

Fig. 5. — Un renflement sporangial avorté donne deux pédicelles sporangifères ; celui de gauche se renfle puis prolifère deux nouveaux pédicelles fructifères.

Fig. 6. — Un sporangiophore ramifié ; des traces du sporange primitif unique subsistent sous la forme d'un léger renflement d'où divergent quatre pédicelles fertiles.

Fig. 7. — Un renflement sporangial stérile donne quatre rameaux fertiles.

Fig. 8. — Spores de *Rh. ramosus.* (Même grossissement que les spores de *Rh. nigricans*, Pl. IV, fig. 5.)

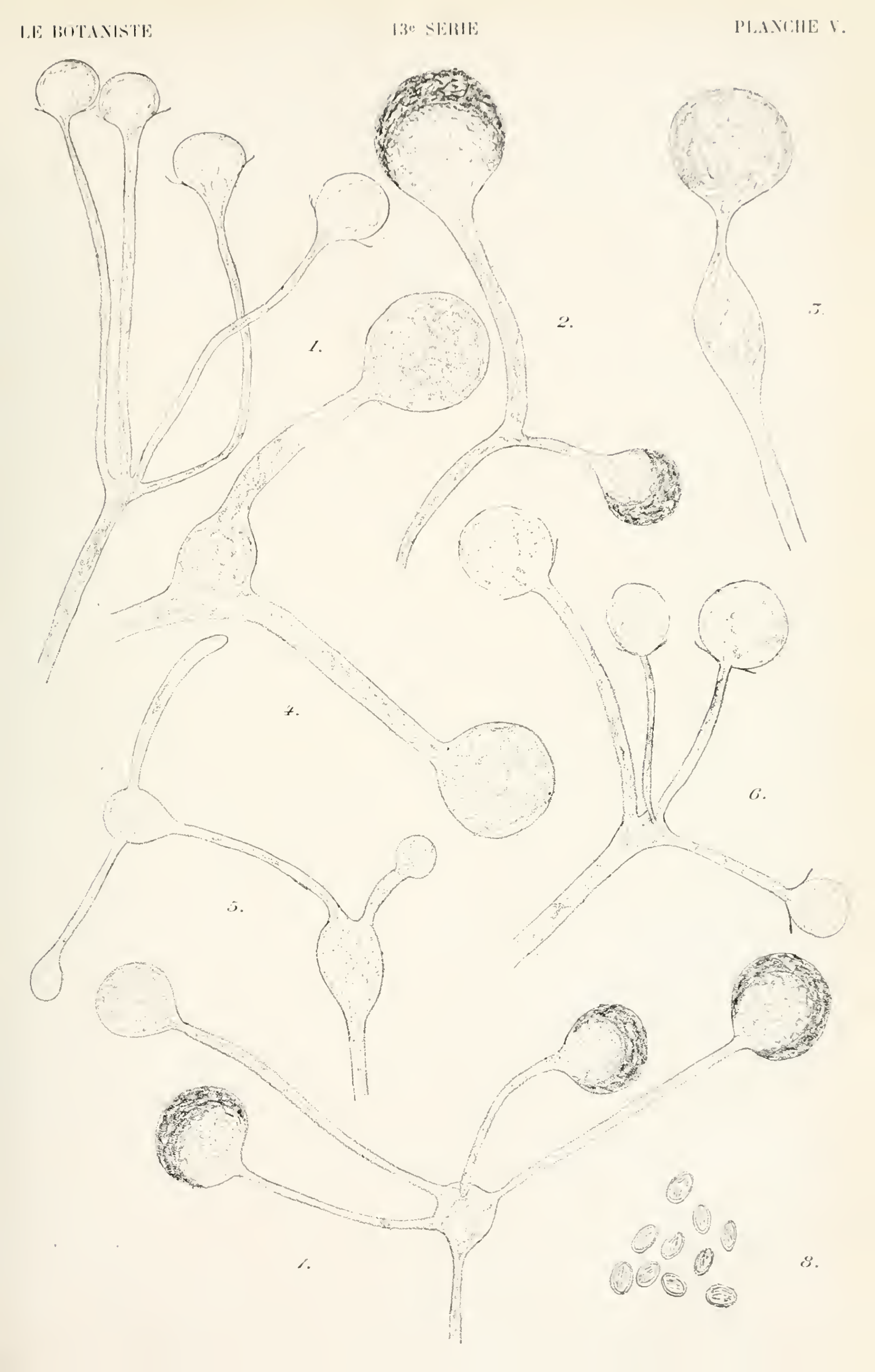

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.

PLANCHE VI

Mucor spinescens. Lendner.

Fig. 1. — Jeune sporange.

Fig. 2. — Sporange encore jeune ; le protoplasme vacuolaire se dispose en cordons à droite. (Non à la chambre claire.)

Fig. 3. — Les cordons protoplasmiques s'étranglent en grains de chapelet ; chacun donne une spore.

Fig. 4. — Spores généralement uninucléées, rarement bi- ou plurinucléées.

Cunninghamella echinulata. Thaxter.

Fig. 5. — Formation des conidies sur la tête renflée d'un conidiophore.

Fig. 6. — Spores mûres.

Cunninghamella Bertholletiae. Stadel.

Fig. 7. — Début de la tête renflée d'un conidiophore.

Fig. 8. — Formation des conidies sur la tête renflée du conidiophore.

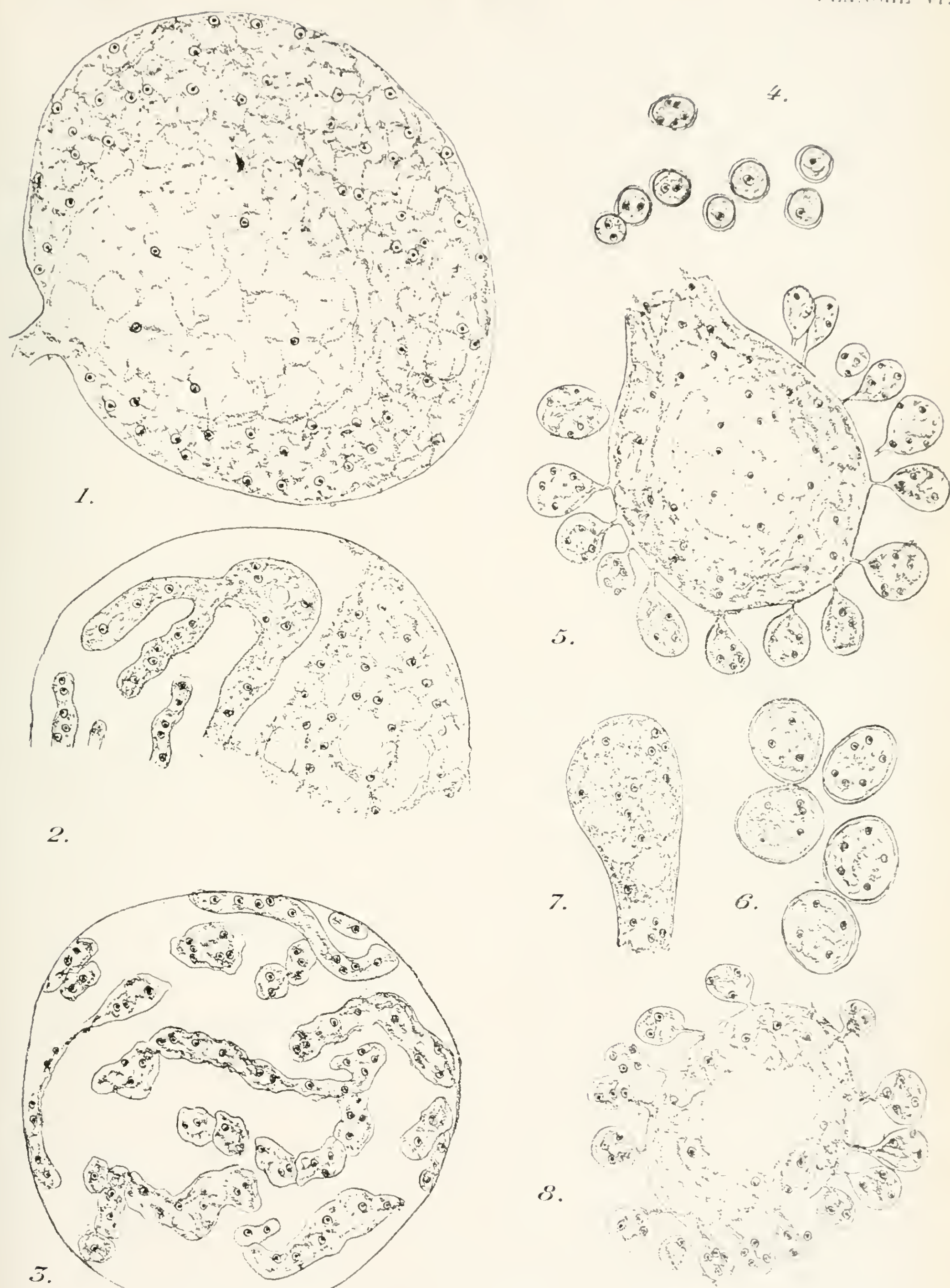

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.

PLANCHE VII

Syncephalastrum cinereum. Bainier.

Fig. 1. — Production de bourgeons sur une tête renflée ; quelques noyaux s'étirent pour passer dans les bourgeons.

Fig. 2. — Chaque bourgeon devient un tube rectiligne réuni à la tête renflée par de fins stérigmates que des noyaux traversent encore en s'étirant.

Fig. 3. — Spores, généralement uninucléées, en rangées rectilignes autour d'une tête renflée.

Fig. 4. — Fructification anormale où la tête renflée est latérale au lieu d'être terminale.

Fig. 5-6-7-8-9. — Premiers débuts de la formation des spores dans les baguettes sporogènes : cette formation n'est ni centripète ni centrifuge.

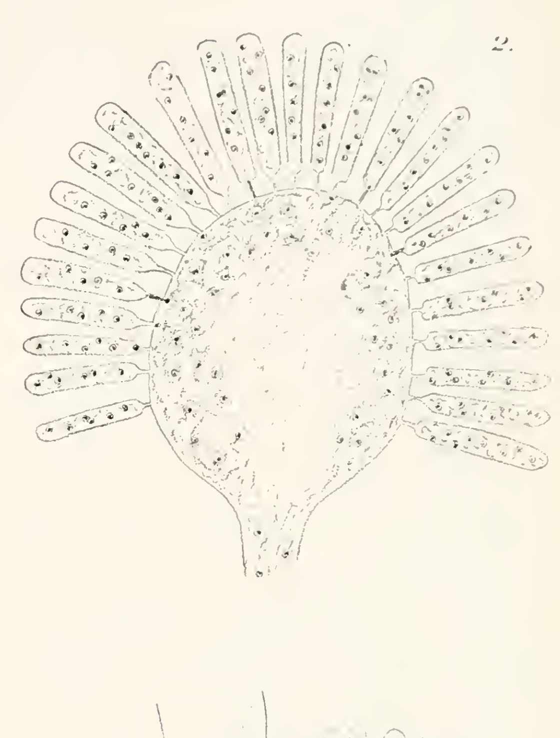
Fig. 10. — Spores à l'intérieur d'un tube sporogène. (Non à la chambre claire.)

Syncephalastrum racemosum. Cohn.

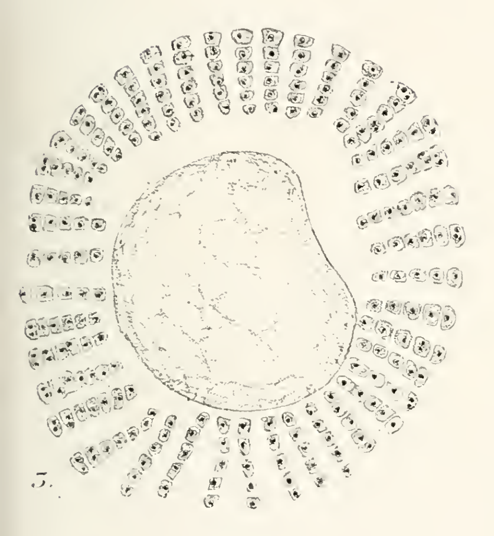
Fig. 11. — Spores à l'intérieur d'un tube sporogène.



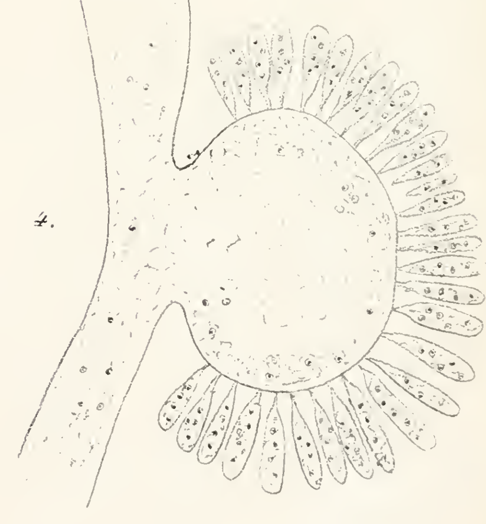
1.



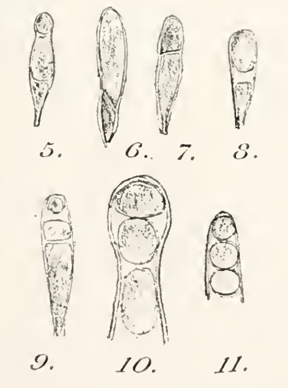
2.



3.



4.



5. 6. 7. 8.

9. 10. 11.

PLANCHE VIII

Mucor sylvaticus. Hagem.

Fig. 1. — Jeune zygospore.

Fig. 2-3. — Deux coupes successives de la même zygospore ; noyaux sexuels, fusions de noyaux, noyaux dégénérés.

Fig. 4-5. — Deux coupes successives d'une autre zygospore : noyaux de fusion, noyaux en dégénérescence, cristaux de mucorine.

Fig. 6. — Zygospore déjà âgée ; noyaux de fusion et noyaux en dégénérescence.

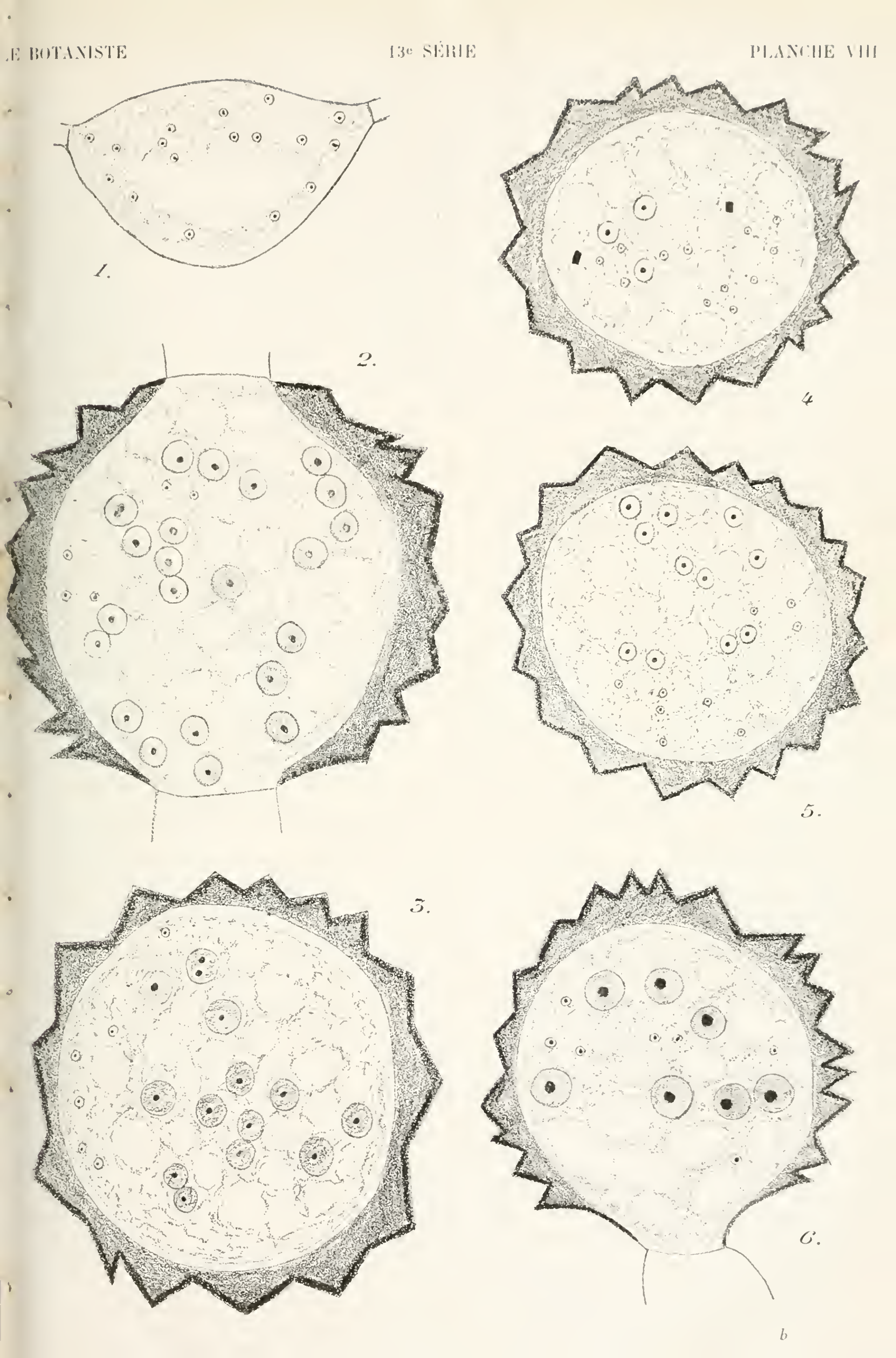

1.
2.
3.
4
5.
6.
b

PLANCHE IX

Mucor hiemalis. Wehmer.

Fig. 1. — Zygospore jeune, fusions de noyaux.

Fig. 2. — Zygospore plus âgée ; noyaux de fusion, noyaux sexuels et noyaux dégénérés.

Fig. 3. — Zygospore très vieille. (L'exospore est enlevée.)

Mucor genevensis. Lendner.

Fig. 4. — Corpuscules métachromatiques dans une zygospore âgée. (L'exospore est enlevée.)

Fig. 5. — Jeune zygospore ; fusions de noyaux.

Fig. 6. — Portion de zygospore âgée.

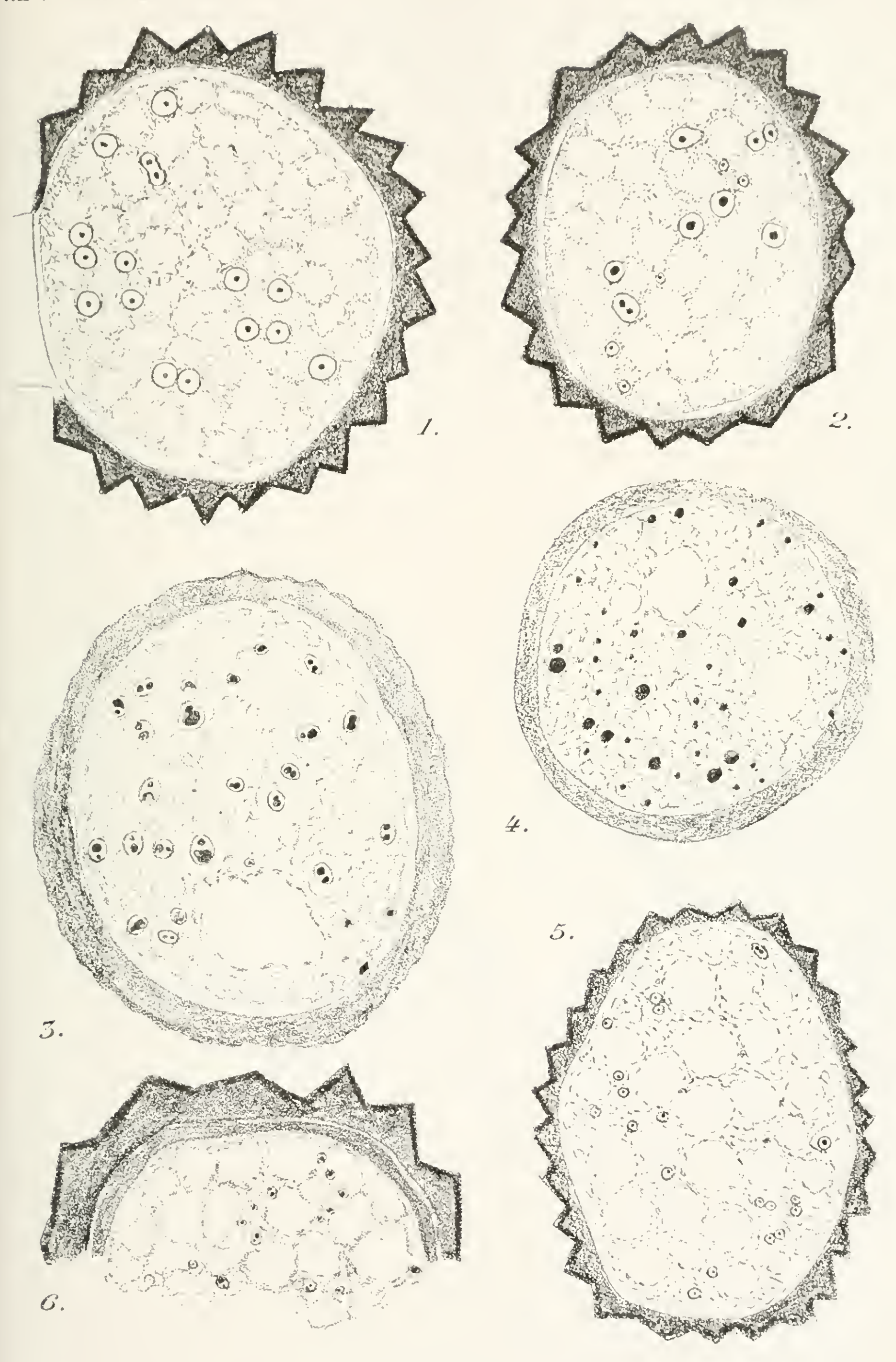

1.
2.
3.
4.
5.
6.

PLANCHE X

Sporodinia grandis. Link.

Fig. 1. — Portion de zygospore. Noyaux en fusion et noyaux de fusion. Mucorine. Les ornements de la membrane apparaissent sous la paroi primitive des gamétanges.

Fig. 2. — Formation précoce des ornements des deux côtés de la membrane mitoyenne des deux gamétanges de la même zygospore. Dans le protoplasma de la figure 1 on trouve les fragments des ornements déposés sur la paroi mitoyenne dans une région où celle-ci a disparu.

Absidia Orchidis. (Vuill.) Hagem.

Fig. 3. — Jeune zygospore.

Fig. 4. — Zygospore un peu plus âgée ; fusions de noyaux.

Fig. 5. — Protoplasme d'une zygospore plus âgée avec noyaux de fusion, noyaux sexuels et noyaux en dégénérescence.

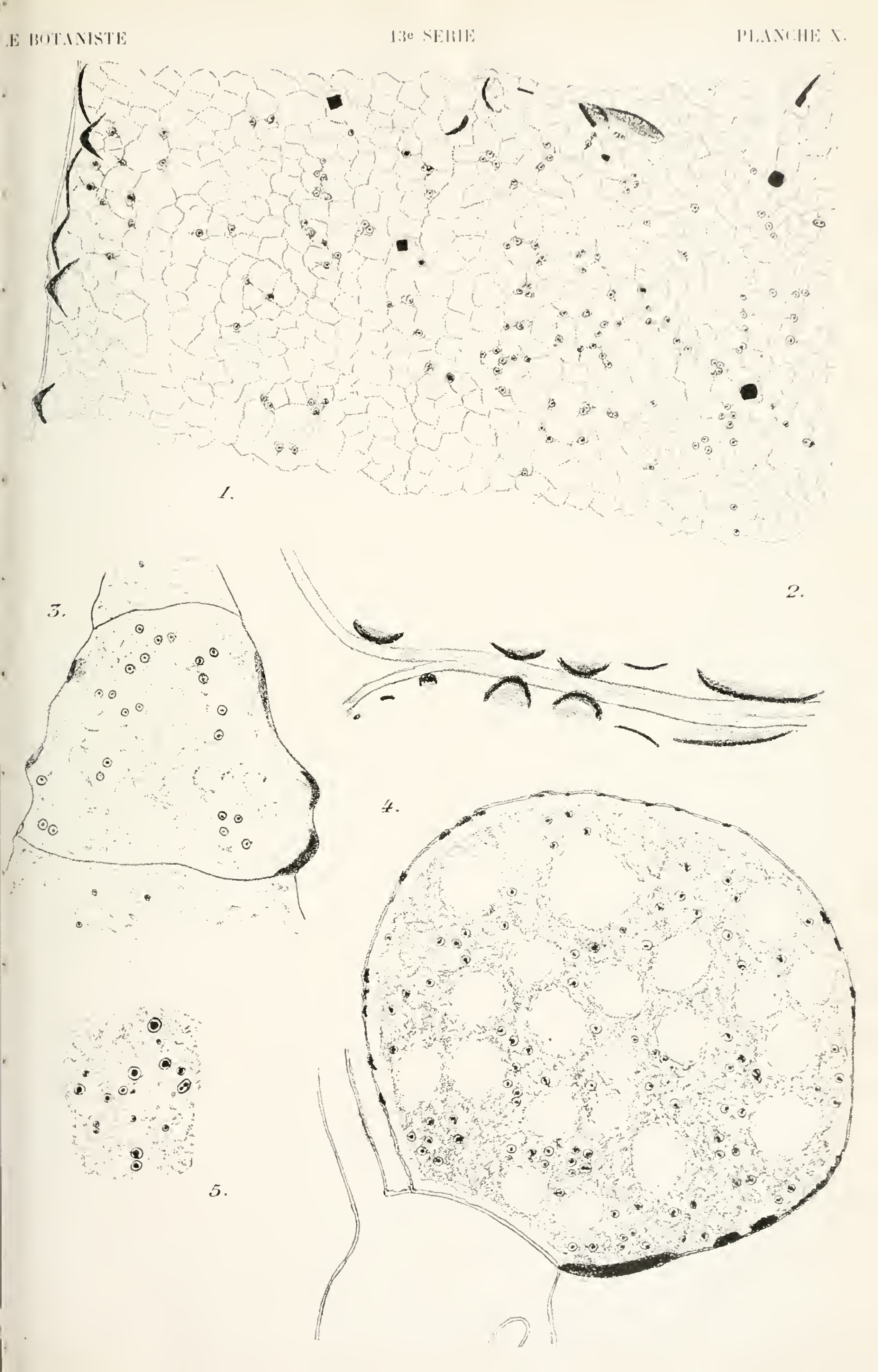

1.
2.
3.
4.
5.

PLANCHE XI

Absidia Orchidis. (Vuill.) Hagem.

Fig. 1. — Corpuscules métachromatiques dans une zygospore.

Fig. 2. — Corpuscules métachromatiques dans une zygospore plus âgée.

Absidia spinosa. Lendner.

Fig. 3. — Zygospore encore jeune avec trois sortes de noyaux : noyaux de fusion, noyaux sexuels, noyaux en dégénérescence. Par exception les deux suspenseurs portent des fulcres.

Phycomyces nitens. (Agardh) Kunze.

Fig. 4. — Portion de protoplasme avec fusions de noyaux.

Zygorhynchus Bernardi. Moreau.

Fig. 5. — Jeune zygospore au moment de la résorption de la membrane mitoyenne des deux gamétanges.

Fig. 6. — Jeune zygospore ; les noyaux se placent par paires.

Fig. 7. — Jeune zygospore ; fusions de noyaux.

Fig. 8. — Zygospore plus âgée ; noyaux de fusion ; deux noyaux sexuels se fusionnent encore.

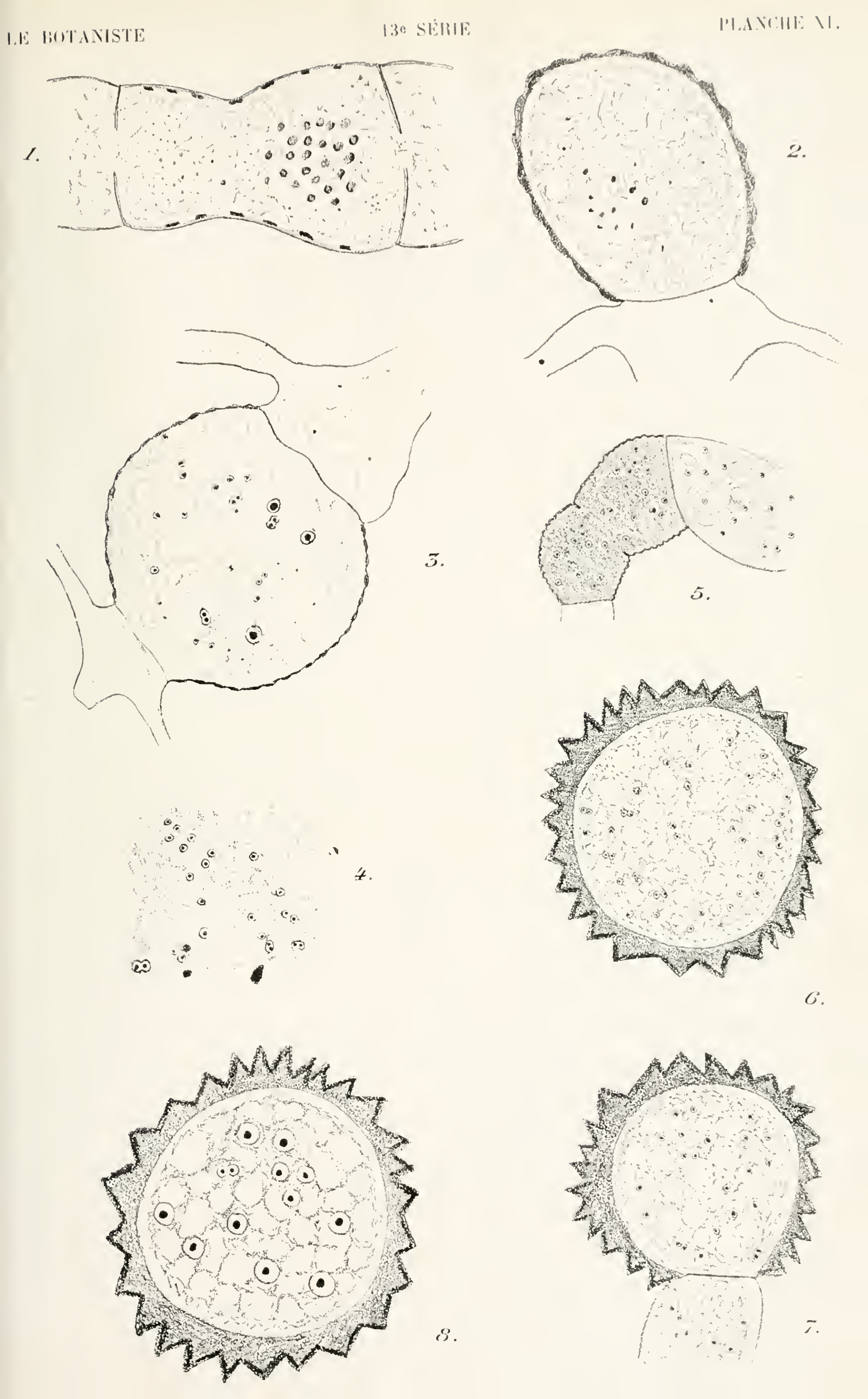

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.

PLANCHE XII

Zygorhynchus Vuilleminii. Namyl.

Fig. 1. Jeune zygospore.

Fig. 2-3. — Deux coupes successives dans la même zygospore : fusions de noyaux.

Zygorhynchus Moelleri. Vuill.

Fig. 4-5. — Jeunes zygospores ; fusions de noyaux.

Zygorhynchus Dangeardi. Moreau.

Fig. 6-7-8. — Stades successifs de la formation des gamétanges dessinés respectivement à 2 h. 35, 4 h., 5 h. 55. (Grossissement indéterminé.)

Fig. 9. — Zygospore encore jeune ; noyaux de tailles diverses, les plus petits dégénèrent.

Fig. 10. — Zygospore un peu âgée, quatre noyaux sexuels ; les autres, de tailles variables, sont en dégénérescence.

Fig. 11. — Vieille zygospore ; un noyau de fusion ; les deux autres se fusionnent. Des points chromatiques représentent les noyaux dégénérés.

Fig. 12. — Vieille zygospore ; deux gros noyaux de fusion.

---

6. 7. 8.

2h 35 4h 5h 55

1.

9. 10.

2

3.

11

4.

5.

12.

PLANCHE XIII

Rhizopus nigricans. Ehrenb.

Fig. 1. — Toute jeune zygospore ; les deux gamétanges sont encore séparés par une cloison imparfaite et l'un d'eux communique librement avec son suspenseur ; les trabécules protoplasmiques et les noyaux allongés du suspenseur rendent compte du courant de protoplasme qui vient du thalle.

Fig. 2. — Début de karyogamies multiples. Quelques noyaux dégénèrent. La présence de noyaux en fusion dans une zygospore où les protoplasmas des deux gamétanges paraissent ne s'être pas encore mélangés laisse penser que les noyaux d'un même gamétange peuvent se fusionner entre eux.

Fig. 3. — Zygospore déjà âgée ; gros noyaux de fusion ; noyaux dégénérés.

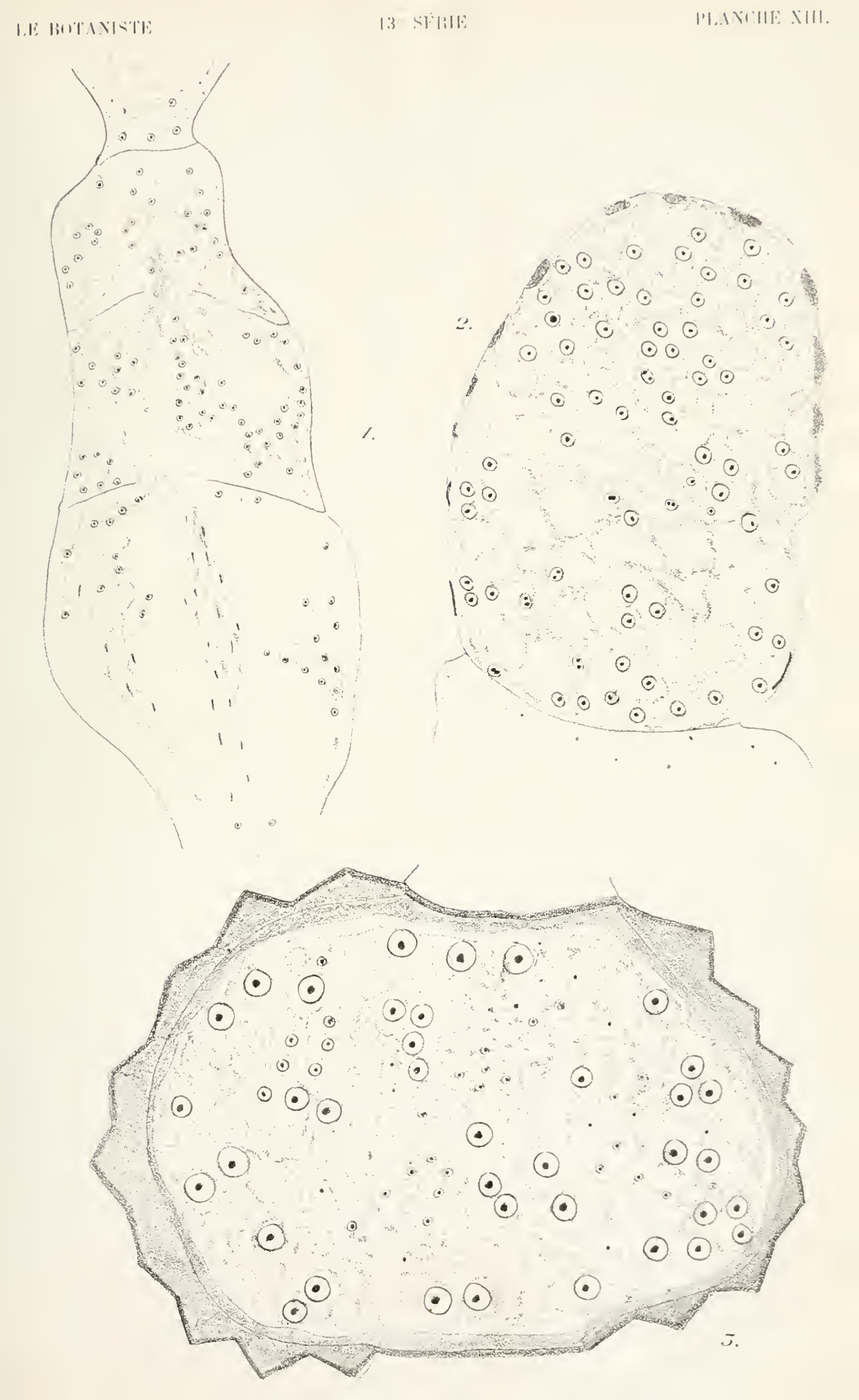

1.
2.
3.

PLANCHE XIV

Aspergillus repens. de Bary.

Fig. 1-2-3. — Jeunes ascogones plurinucléés.

Fig. 4. — Ascogone avec un premier filament recouvrant assimilable à un trophogone ; l'ascogone est exceptionnellement renflé. (Non à la chambre claire.)

Fig. 5. — Jeune périthèce ; l'ascogone est plurinucléé, il commence à se cloisonner.

Fig. 6. — Jeune périthèce ; le cloisonnement de l'ascogone continue, l'ascogone se ramifie. Aucune fusion de noyaux n'a encore eu lieu.

Fig. 7. — Périthèce un peu plus âgé. Ascogone à cellules binucléées ; dans l'une est un gros noyau de fusion.

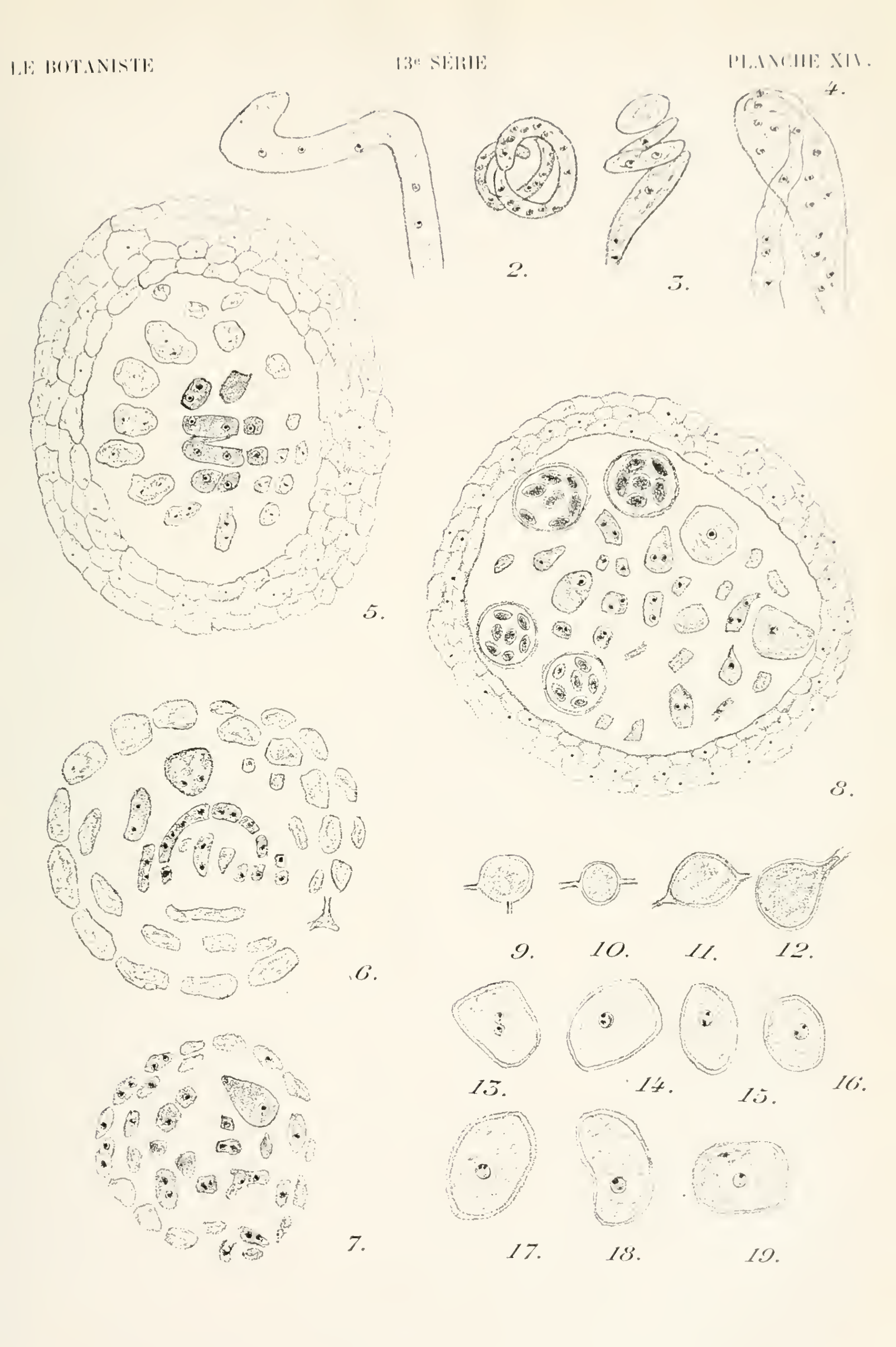
Fig. 8. — Périthèce âgé : cellules de l'ascogone binucléées, fusion dangeardienne, cellules à un seul noyau de fusion, asques.

Entyloma Calendulae. (Oudemans) de Bary.

Fig. 9-10-11-12. — Spores sur le trajet ou à l'extrémité d'un filament. (Non à la chambre claire.)

Fig. 13. — Spore à deux noyaux rapprochés

Fig. 14-15-16-17-18-19 — Fusion des deux noyaux et de leurs nucléoles.


2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.



LE BOTANISTE

DIRECTEUR : M. P.-A. DANGEARD

DOCTEUR ÈS SCIENCES, LAURÉAT DE L'INSTITUT

CHARGÉ DE COURS DE BOTANIQUE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

SÉRIE XIII

FASCICULES IV-VI

Décembre 1914

SOMMAIRE

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES

16 francs pour la France — **18** francs pour l'Etranger

DIRECTION : **12, rue Cuvier, PARIS**

LONDRES

DULAU & Cº

Soho Square, 37

LES PHÉNOMÈNES

DE LA

Sexualité chez les Urédinées

INTRODUCTION

Un des traits les plus caractéristiques de la reproduction chez les Champignons est la très grande diversité de leurs appareils de fructification. Nulle part ce polymorphisme des appareils reproducteurs n'est réalisé d'une manière aussi remarquable que chez les Urédinées. On sait, en effet, depuis les travaux classiques de Tulasne et de de Bary, qu'une Urédinée complète possède et produit successivement des *spermogonies*, des *écidies*, des *urédosores*, des *téleutosores*. Chacun de ces sores donne naissance à des spores désignées respectivement sous les noms de *spermaties*, *écidiospores*, *urédospores*, *téleutospores*. Les téleutospores, en germant, donnent naissance à un promycélium qui porte une cinquième sorte de spores qu'on appelle *sporidies*. Ces diverses fructifications se succèdent d'une manière régulière, toujours dans le même ordre : à un stade écidien dont le mycélium ne peut normalement produire que des spermaties et des écidiospores succède un stade téleutosporifère dont le mycélium provenant de la germination des écidiospores ne peut porter que des urédospores et des téleutospores. Certaines espèces, dites *autoxènes*, accomplissent tout leur déve-

loppement sur une seule plante nourricière ; les écidiospores de certaines autres, dites *hétéroxènes*, sont incapables de germer sur l'hôte qui les a produites : elles ne germent que sur un deuxième hôte qui porte les urédospores et les téleutospores ; les sporidies, issues de la germination de ces dernières, assurent l'infection de l'hôte écidien.

Ce sont les recherches de de Bary (1865-1866) qui nous ont appris la nécessité de deux hôtes pour le développement complet du *Puccinia graminis*. De Bary établit scientifiquement que le Champignon parasite du Blé, *Puccinia graminis*, semé sur l'Epine-Vinette reproduisait l'*Æcidium Berberidis*. *Puccinia graminis* et *Æcidium Berberidis* étaient considérés avant de Bary comme appartenant à des Champignons distincts.

La démonstration par de Bary de l'existence de l'hétéroxénie a été le point de départ de nombreuses recherches sur les Urédinées. Elles ont permis de reconnaître de nombreux cas d'hétéroxénie ; elles ont montré, en outre, que toutes les Urédinées ne possèdent pas tous les appareils de fructification que nous avons cités plus haut, qu'il existe des Urédinées incomplètes dont le développement est raccourci. Par contre, il est des Urédinées dont le cycle est allongé : il arrive que le mycélium issu d'une spore déterminée donne naissance à des spores de la même espèce ; il y a un redoublement, une répétition des stades.

Le mycélium qui parasite une plante ne provient pas toujours d'une infection récente : beaucoup de mycéliums d'Urédinées contractent avec leur hôte une association durable ; ce sont des *mycéliums pérennants*. Eriksson (1897) croit même qu'une association plus intime se fait dans certains cas entre l'Urédinée et la plante attaquée, le mycélium du parasite perdant ses caractères mycéliens et prenant à l'intérieur des tissus de l'hôte la forme d'un protoplasma nu ou *mycoplasma*.

En raison du polymorphisme de leurs appareils de repro-

duction, en raison aussi de la possibilité pour certaines d'entre elles de persister à l'intérieur des plantes qu'elles envahissent les Urédinées sont susceptibles de causer à nos cultures de grands dommages ; on comprend donc tout l'intérêt qui s'attache à leur étude au point de vue pratique.

L'importance de leur étude n'est pas moindre au point de vue théorique. Elles ont contribué grandement, comme nous allons le voir, à faire connaître les phénomènes de la sexualité chez les Champignons. Toutes les théories relatives à la sexualité de ces végétaux ont cherché dans l'étude des Urédinées un appui et il en est d'autres qui y ont trouvé leur origine.

Toute une école de mycologues considère que la fécondation chez bon nombre de Champignons s'effectue au moyen d'organes de dissémination facile désignés par Tulasne (1851) du nom de spermaties et considérés souvent comme des gamètes mâles. Toute une théorie de la sexualité des Champignons et de la phylogénie des Champignons supérieurs est fondée sur cette attribution d'un caractère sexuel aux spermaties.

La possession par les Urédinées de spermaties auxquelles était dévolu un caractère de cellules mâles entraîne un rapprochement entre les Urédinées, et d'une façon générale les Champignons à spermaties, d'une part, et, d'autre part, les Algues Floridées également pourvues de spermaties. Chez les Floridées les spermaties ou gamètes mâles fécondent les gamètes femelles par l'intermédiaire de trichogynes ; le trichogyne des Floridées fut par suite recherché chez les Champignons : des organes variés furent interprétés comme tels et en particulier chez les Urédinées Blackman (1904) considéra comme trichogyne une petite cellule détachée à l'extrémité de chaque hyphe de la couche palissadique de la jeune écide avant la duplication des noyaux. La cellule que le trichogyne surmonte est considérée dans cette conception comme une cellule femelle, cependant la spermatie

ne la féconde pas : spermaties et trichogynes sont des organes vestigiels et la reproduction sexuelle est assurée par les seuls gamètes femelles. La possession par les Urédinées de spermaties et de trichogynes même désuets paraît aux yeux des partisans de cette théorie l'un des arguments les plus importants en faveur d'une reproduction sexuelle des Champignons supérieurs par spermaties et en faveur de leur origine aux dépens des Floridées.

C'est cependant de l'étude de cette même famille des Urédinées qu'est née en 1893 une manière toute nouvelle d'envisager la sexualité chez les Champignons. En étudiant les caractères histologiques des Urédinées Dangeard et Sappin-Trouffy (1893) observèrent que la jeune téleutospore renferme deux noyaux qui se fusionnent dans la téleutospore adulte. Ils considérèrent cette fusion de noyaux comme une fécondation et cette découverte, féconde par le nombre et l'importance des travaux qu'elle a suscités en même temps que par les controverses auxquelles elle a donné lieu, marque l'une des dates les plus importantes de l'histoire de nos idées sur la sexualité des Champignons.

Pour Dangeard et Sappin-Trouffy la fusion des noyaux qui se passe dans la téleutospore est homologue de la fusion des noyaux qui, chez les animaux et les plantes supérieures, accompagne la fusion des gamètes. Cette assimilation n'a pas été acceptée sans discussion. Si l'on peut comparer la fusion des noyaux dans la téleutospore et la fusion des noyaux de deux gamètes d'un animal supérieur les deux phénomènes ne sont pourtant identiques ni dans leurs prémices ni dans les événements qui les suivent : en effet, la fusion des noyaux chez un animal supérieur est précédée immédiatement par la réduction chromatique ; chez les Urédinées, au contraire, la réduction chromatique suit immediatement la fusion des noyaux. Cette objection est sans valeur aux yeux de Dangeard car il existe des êtres inférieurs (Chlamydomonadinées par exemple) où la réduction

chromatique suit immédiatement la fécondation et où pourtant la fusion des noyaux constitue un cas incontesté de reproduction sexuelle.

Chez les animaux et chez les plantes supérieures la fusion des noyaux est précédée d'une fusion de deux cellules ; c'est à l'ensemble des deux phénomènes, fusion cellulaire, fusion nucléaire, qu'on donne généralement le nom de phénomène sexuel. Chez les Urédinées la fusion cellulaire ne prélude pas immédiatement à la fusion des noyaux, il faut la rechercher à une période très antérieure de l'histoire de la plante.

C'est à Sappin-Trouffy que nous devons la plupart de nos connaissances sur les phénomènes cytologiques dont les Urédinées sont le siège au cours de leur cycle évolutif. Dans une Note préliminaire (1896 [1]), suivie d'un Mémoire étendu (1896 [2]) comprenant l'étude d'un très grand nombre de formes, Sappin-Trouffy établit qu'il existe chez les Urédinées deux sortes de mycéliums caractérisés par le nombre des noyaux que renferment leurs cellules : l'un, capable de produire des spermogonies et des écidies, est formé de cellules à un seul noyau ; l'autre, producteur d'urédosores et de téleutosores, est un mycélium à cellules binucléées. Ces données de Sappin-Trouffy ont été confirmées par Maire (1902) et tous les auteurs suivants. Les deux mycéliums alternent dans le cycle évolutif de l'Urédinée ; cette alternance coïncide avec l'alternance des hôtes chez les Urédinées hétéroxènes.

Le passage de l'état uninucléé à l'état binucléé et le passage inverse comportent pour l'Urédinée deux sortes de phénomènes : c'est, d'une part, une duplication de noyaux à la base de l'écide et, d'autre part, le phénomène inverse qui assure le retour à l'état uninucléé, à savoir la fusion des noyaux dans la téleutospore.

Les travaux de Blackman (1904), Christman (1905), Blackman et Fraser (1906), Olive (1908 [1]), von Kurssanow

(1910), Dittschlag (1910), Hoffmann (1912), Fromme (1912), Pavolini (1910, 1912) nous ont renseignés sur la façon dont se fait la duplication des noyaux : dans le cas le plus général elle consiste en une fusion de deux cellules uninucléées amenant la rencontre de deux noyaux dans une cellule unique.

Il y a donc chez les Urédinées dissociation des phénomènes que l'on considère chez les animaux et les plantes supérieures comme constituant dans leur ensemble la reproduction sexuelle : il y a, d'une part, fusion de cellules à la base de l'écide ; d'autre part, fusion de noyaux dans la téleutospore.

Nous avons vu que c'est ce dernier phénomène qui constitue aux yeux de Dangeard le phénomène essentiel de la reproduction sexuelle. D'autres mycologues placent au contraire le phénomène capital de la reproduction sexuelle à la base de l'écide, à l'origine du tronçon binucléé ; ce n'est pas qu'ils attachent à la fusion cellulaire et au mélange des protoplasmes une importance plus grande qu'à la fusion des noyaux mais ils portent le plus grand intérêt au nombre total de chromosomes que renferment les cellules à chaque moment du cycle évolutif. Avec Vuillemin et Maire, ils comparent l'alternance des tronçons uninucléé et binucléé des Urédinées à l'alternance des gamétophyte et sporophyte des plantes supérieures. Chez ces dernières on passe du sporophyte au gamétophyte par une réduction chromatique, du gamétophyte au sporophyte par une fusion de noyaux qui entraîne une duplication du nombre des chromosomes renfermés dans la cellule ; pour Vuillemin et Maire cette fusion n'est pas identique à la fusion de noyaux des Urédinées qui prélude au contraire à la réduction du nombre des chromosomes ; le phénomène comparable à la fusion des noyaux des plantes supérieures, le phénomène qui double le nombre des chromosomes que renferment les cellules prend place chez les Urédinées complètes à la base de l'écide. Dans

le langage de Vuillemin et Maire le mycélium écidiosporifère relève de l'haplophase, le mycélium téleutosporifère de la diplophase. Le passage de l'haplophase à la diplophase se fait par une « karyogamie » comparable à la karyogamie des plantes supérieures et le phénomène inverse, la fusion des noyaux dans la téleutospore, devient une « karyomixie ». Nous aurons à discuter ces différentes appellations et assimilations, retenons pour le moment qu'il y a deux manières d'envisager la fécondation actuelle chez les Urédinées : 1° dans la téleutospore, 2° lors de la duplication des noyaux.

Nous n'avons pas à insister sur les observations de Massee (1888) qui voit à la base de l'écide un phénomène de fécondation entre oogone et anthéridie ni sur celles de Richards (1896) d'après lesquelles l'écidie viendrait du développement d'un hyphe large, les recherches ultérieures n'ayant pas confirmé les observations de ces deux auteurs. Par contre nous envisagerons la possibilité d'une fécondation ancienne par spermaties car si on ne croit plus aujourd'hui chez les Urédinées à une fécondation effective par leur intervention certains auteurs y voient encore des organes mâles désuets aujourd'hui non fonctionnels.

Notre travail se divise donc naturellement en trois parties :

Nous étudierons dans la première les phénomènes de duplication des noyaux à la base de l'écide chez les Urédinées complètes, à la base d'autres sores chez les Urédinées sans écides.

Dans la deuxième partie nous étudierons la fusion des noyaux dans la téleutospore et les phénomènes ultérieurs de réduction chromatique.

Une troisième partie sera relative à la question des spermaties.

PREMIÈRE PARTIE

LA CYTOGAMIE ET LA DUPLICATION DES NOYAUX

L'unité biologique si fréquemment réalisée chez les animaux et chez les plantes supérieures, la cellule dont le protoplasme renferme un noyau, ne se rencontre qu'assez rarement chez les Champignons ; chez la plupart d'entre eux le protoplasme renferme des noyaux multiples : on trouve parfois un petit nombre de noyaux par article mais souvent, dans les formes inférieures surtout, un très grand nombre de noyaux. A côté de ces deux structures, structure uninucléée, structure cénocytique, il y a place chez les Champignons pour un autre mode d'équilibre entre le protoplasme et les éléments nucléaires : dans certaines cellules le protoplasme renferme deux noyaux dont le nombre se maintient constant pendant de nombreuses générations. Ces deux noyaux situés dans le même protoplasme, c'est-à-dire placés dans le même milieu, subissent à la fois les mêmes influences, présentent en même temps les mêmes phénomènes, en particulier se divisent simultanément et cette simultanéité dans les phénomènes qu'ils présentent a fait croire qu'il y avait entre ces noyaux autre chose que des rapports de voisinage dus au hasard d'une rencontre au sein d'un protoplasme et qu'il existait entre eux des liens assez étroits pour que l'ensemble des deux noyaux puisse être considéré comme une unité nucléaire. La notion de cette unité nucléaire a reçu une force nouvelle le jour où R. Maire (1900[2]) lui imposa

un nom, celui de synkaryon, remplacé depuis (1912) par celui de dikaryon. Nous aurons à discuter ultérieurement la question de l'assimilation des deux noyaux réunis à une unité nucléaire mais nous pouvons sans inconvénient adopter le nom de dikaryon proposé par Maire pour désigner les deux éléments nucléaires réunis dans une même cellule ; par suite, le nom de dikaryocyte désignera la cellule renfermant un dikaryon.

De tels dikaryocytes ne se rencontrent pas seulement chez les Champignons, on en connaît aussi chez les animaux où les Crustacés du genre *Cyclops* unissent pendant quelque temps sans les fusionner leurs *pronuclei* mâle et femelle ; ceux-ci se divisent simultanément un certain nombre de fois avant qu'une fusion ait lieu (Häcker, 1892 ; Ruckert, 1895). Chez les Protozoaires les dikaryocytes se rencontrent beaucoup plus fréquemment et malgré le petit nombre de recherches auxquelles ils ont donné lieu ils paraissent avoir une importance beaucoup plus grande que chez les animaux supérieurs car il en est chez qui la plus grande partie du cycle évolutif, sinon le cycle évolutif tout entier, comprend des cellules binucléées. C'est le cas, parmi les Rhizopodes, de l'*Amœba binucleata* (Schaudinn, 1895), de l'*Amæba diploïdea* (Hartmann et Nägler, 1909) et de l'*Arcella vulgaris* (Dangeard, 1903[2]) ; parmi les Flagellés, du *Trepomonas agilis* (Dangeard, 1903[1]), sans parler des « *Binucleata* » d'Hartmann (1907) qui renferment, non sans conteste, deux noyaux de rôle différent et qui rappellent par la différence de taille de ces noyaux les cellules binucléées qui constituent chez les Algues les *Binuclearia* de Wittrock (1887 [1, 2]). Mais nulle part la structure régulièrement binucléée ne prend une aussi grande importance que chez les Champignons par le grand nombre des cas où on la sait réalisée :

C'est ainsi que chez plusieurs Ascomycètes des cellules binucléées naissent au cours du développement de l'ascogone, que chez les Basidiomycètes le carpophore et souvent

une grande partie du mycélium sont formés de cellules binucléées, que chez certaines Ustilaginées presque toutes les cellules sont des dikaryocytes, enfin que chez les Urédinées une partie importante du cycle évolutif comporte des cellules à deux noyaux.

La première indication d'une structure binucléée chez les Urédinées remonte à Schmitz (1879) qui signale deux noyaux dans le mycélium et les urédospores de *Coleosporium Campanulæ*. Rosen (1892) confirme la présence de deux noyaux dans les urédospores des Urédinées par l'étude de *Puccinia asarina* et *Uromyces Pisi* ; il observe que les écidiospores et les téleutospores sont également binucléées. Dangeard et Sappin-Trouffy (1893) puis Poirault et Raciborski (1895) retrouvent cette structure binucléée ; Dangeard et Sappin-Trouffy (1895) décrivent la division simultanée des noyaux ; enfin Sappin-Trouffy (1896 [1], [2]) décrit le cycle évolutif complet des Urédinées : il reconnaît que d'une façon régulière au cours du développement d'une Urédinée complète le mycélium devient binucléé à la base de l'écide et que la structure binucléée se maintient dans les écidiospores, dans le mycélium issu de leur germination, dans les urédospores et les téleutospores. Là, une fusion de noyaux intervient qui marque la fin du tronçon binucléé. L'origine du tronçon binucléé qui fait l'objet de la présente partie de notre travail prend donc place dans les Urédinées complètes à la base du sore écidien et nous devons nous demander quels sont les phénomènes qui assurent la substitution de la structure binucléée à la structure uninucléée.

Trois sortes de phénomènes se rapportant à la naissance du tronçon binucléé des Urédinées ont été successivement décrits ; ce sont : 1° des divisions de noyaux non suivies de cloisonnement cellulaire, 2° des phénomènes de migration nucléaire, 3° des phénomènes de cytogamie.

Le premier procédé a été indiqué par Maire (1900 [1], 1902) pour *Endophyllum Sempervivi* et *Puccinia Buni* : les cel-

lules terminales uninucléées des hyphes du stroma sous-écidien divisent leur noyau sans former de cloison ; il résulte de là des articles binucléés qui donnent naissance aux cellules-mères des écidiospores.

En 1904 Blackman, étudiant le développement de l'écidie de *Phragmidium violaceum*, reconnaît, qu'au contraire de l'opinion précédente, les deux noyaux qui se réunissent dans le premier dikaryocyte ne sont pas deux noyaux-frères ; ils sont d'origine différente. Pour Blackman la condition binucléée naît d'une « végétative fertilization » consistant en la migration du petit noyau d'une cellule végétative ordinaire dans une cellule spéciale allongée, « fertile cell » ou « female cell, » contenant un noyau plus gros. Les cellules de la partie supérieure du stroma qui va donner naissance à la jeune écidie s'allongent perpendiculairement à la surface de l'épiderme de la plante hospitalière ; chacune d'elles se divise en deux par une cloison transversale : la cellule supérieure est une « sterile cell » qui dégénère, la cellule inférieure est la « fertile cell » qui devient binucléée, s'accroît et donne une série de cellules-mères d'écidiospores binucléées.

Christman (1905) retrouve chez *Phragmidium speciosum* et *Cœoma nitens* les cellules stériles et les cellules fertiles de Blackman, mais il n'observe pas de migration nucléaire dans les cellules fertiles. Pour Christman la duplication des noyaux se fait par l'union de deux cellules fertiles placées côte à côte ; il y a disparition de la paroi commune et par suite réunion de leurs deux noyaux dans un protoplasma commun.

Les observations de Maire n'ont pas été confirmées. Maire lui-même (1911) reprenant l'étude du *Puccinia Buni* constate que le dikaryocyte paraît se former dans cette espèce par fusion de deux cellules selon le procédé de Christman.

Des migrations nucléaires ont été retrouvées depuis Blackman par un certain nombre d'auteurs mais elles ont

été interprétées par eux comme de nature pathologique : Christman (1907) en a observé dans le mycélium à cellules binucléées de *Puccinia Podophylli*. Il a constaté, d'autre part, ainsi que von Kurssanow (1910) et Fromme (1912), que les migrations nucléaires coexistent souvent avec des conjugaisons cellulaires. Celles-ci semblent être le mode le plus général de la duplication des noyaux car de nombreux cas de cytogamie ont été signalés chez des Urédinées variées : Olive (1908[1]) en a rencontré chez *Triphragmium ulmariæ*, *Gymnoconia interstitialis*, *Phragmidium Potentillæ-canadensis* ; von Kurssanow (1910) chez *Puccinia peckiana* ; Dittschlag (1910) chez *Puccinia Falcariæ* ; Fromme (1912) chez *Melampsora Lini* ; Hoffmann (1912) chez *Endophyllum Sempervivi* ; Pavolini (1910,1912) chez *Uromyces Dactylidis* et *Puccinia fusca* (1). Dans ces divers cas la fusion cellulaire a lieu le plus souvent entre deux cellules identiques placées côte à côte comme l'a indiqué Christman mais les deux cellules qui se fusionnent présentent parfois des différences et se montrent diversement placées l'une par rapport à l'autre.

Blackman et Fraser (1906) ont retrouvé des migrations nucléaires à la base des écidies de l'*Uromyces Poæ* et du *Puccinia Poarum ;* ils maintiennent que dans ces deux espèces le premier dikaryocyte a pour origine une migration nucléaire sans aucun phénomène de fusion cellulaire mais ils observent dans le cæoma de *Melampsora Rostrupi* des conjugaisons par paires de cellules égales analogues à celles décrites par Christman, aussi donnent-ils un rang égal à la migration nucléaire, ou « partial cell fusion », et à la fusion de deux cellules égales comme modes d'origine de la condition binucléée chez les Urédinées.

(1) L'*Æcidium* sur Anémone étudié par Pavolini n'est sans doute pas différent de l'*Æcidium leucospermum* (= *Ochropsora Sorbi*) ; il a été rapporté à tort au *Puccinia fusca* qui est dépourvu d'écidies (Fischer, 1904.)

Olive (1908[1,2]) concilie d'ailleurs les deux procédés en considérant que si la disparition de la cloison mitoyenne se fait d'une manière incomplète il en résulte un pore étroit à travers lequel un noyau émigre.

Il ressort donc des études précédentes qu'il y a chez les Urédinées complètes à la base de l'écidie des phénomènes de fusion de cellules ou de migration nucléaire qui assurent la réunion dans une même enveloppe cellulaire de deux noyaux jusque-là séparés.

Des phénomènes analogues interviennent dans le cas des Urédinées où le stade écidien fait défaut à la base des sores à téleutospores ou des sores à urédospores.

Maire (1899) retrouve une formation de dikaryon par manque de cloisonnement à la suite d'une division nucléaire à la base des téleutosores d'une hypo-forme, *Puccinia Liliacearum*.

Christman (1907) décrit des fusions de cellules identiques à la base de l'urédo primaire de *Phragmidium Potentillæ-canadensis*, une brachy-forme.

Olive (1908[1]) voit à la base des téleutosores d'une micro-forme, *Puccinia transformans*, la cellule terminale d'un hyphe se fusionner avec l'avant-dernière cellule d'un autre.

Enfin Werth et Ludwigs (1912) observent une fusion de cellules accompagnée d'une migration nucléaire à la base des téleutosores d'une autre micro-forme, *Puccinia Malvacearum*.

Les phénomènes révélés par Blackman et par Christman présentent au point de vue historique un intérêt spécial, celui d'avoir attiré l'attention des histologistes sur l'origine de la condition binucléée chez les Urédinées. Ils ont déterminé déjà un grand nombre de recherches précises sur la cytologie de plusieurs espèces de ce groupe. Beaucoup d'autres restent à étudier au même point de vue; il faut, en effet, rechercher pour chaque espèce possédant un stade

écidien par quelle méthode s'établit la structure binucléée et pour les formes dépourvues de stade écidien à quelle époque du développement et par quelle voie la structure binucléée s'établit.

Dans un premier chapitre nous étudierons l'origine du tronçon binucléé et ses premiers développements chez quelques Urédinées pourvues d'écidies.

Dans un second chapitre nous envisagerons le cas de quelques Urédinées sans écidies.

Enfin nous aurons à nous demander jusqu'à quel point est justifiée l'assimilation des phénomènes de duplication des noyaux étudiés dans les chapitres précédents aux phénomènes sexuels ; ce sera l'objet du troisième chapitre.

CHAPITRE PREMIER

L'ORIGINE DU TRONÇON BINUCLÉÉ A LA BASE DE L'ÉCIDIE.

Nous venons de voir que dans tous les cas connus jusqu'ici les Urédinées en possession d'un stade écidien présentent comme prélude à la formation de leurs écidies des phénomènes de duplication de noyaux. Avant d'étudier ces phénomènes il convient de définir d'une manière précise ce que nous entendons sous le nom d'écidies.

On réunit généralement sous ce nom deux sortes de fructifications formant leurs spores de la même façon : ce sont, d'une part, les écidies proprement dites, d'autre part, les cæomas.

Dans les deux cas les spores sont produites en files dans des sores par le jeu de cellules basales qui découpent à leur extrémité supérieure des cellules-mères de spores ; chacune de celles-ci se divise en deux cellules de taille inégale, une cellule supérieure plus grande, ou écidiospore, et une cellule inférieure plus petite, ou cellule intercalaire. Mais alors que dans les écidies proprement dites le sore est enveloppé dans une sorte de capsule dite pseudo-péridium cette formation manque dans les cæomas.

A cette définition de l'écidie fondée sur la structure morphologique de cet organe de fructification certains auteurs substituent une autre définition fondée sur la place qu'occupe dans le cycle évolutif l'appareil envisagé. Ainsi Sappin-Trouffy (1896[2]) considérant que chez *Coleosporium Senecionis* le cycle évolutif comprend d'abord une écidie vraie

sur le Pin (*Peridermium Pini*) puis une forme cæoma sur *Senecio vulgaris* donne à ce cæoma le nom d'urédosore en se fondant d'autre part sur l'absence de la forme urédo typique. Nous considérons que la forme cæoma sur *Senecio* constitue un redoublement du stade écidien dont la première forme se fait sur *Pinus*. C'est un cas banal de redoublement d'écidies dont on connaît d'autres exemples : ainsi dans le *Phragmidium subcorticium* le cæoma qui représente la forme écidienne peut être suivi de plusieurs générations de cæomas qui coexistent avec une forme urédo typique (Bandi, 1903).

D'autres auteurs font intervenir dans la définition de la forme écidienne le mode de germination des spores. C'est ainsi qu'ils considèrent les spores des *Endophyllum* nées dans des appareils identiques aux écidies les plus typiques comme des téleutospores parce qu'à la germination elles donnent naissance à un promycélium. Nous préférons réserver le nom d'écidies à tous les appareils semblables aux écidies typiques ou aux cæomas c'est-à-dire à des sores caractérisés par la présence de spores en files séparées par des cellules intercalaires. Avec cette définition un simple examen morphologique nous permettra de reconnaître une écidie. Une étude précise de la forme envisagée nous apprendra s'il s'agit d'une forme écidienne de première génération ou si elle résulte d'un redoublement et nous dira, s'il y a lieu, les particularités de la germination de ses spores. Toute autre manière de faire exigerait de la part du botaniste descripteur la connaissance complète du cycle évolutif de l'Urédinée à laquelle appartient le sore envisagé.

La duplication des noyaux à la base d'un sore ne lui confère pas pour nous la qualité d'écidie car quand plusieurs formes écidiennes se succèdent la première seule est précédée d'une duplication de noyaux ; d'autre part quand la forme écidienne manque la duplication des noyaux prend place ailleurs, à la base de ce que nous appelons des urédosores ou des téleutosores. C'est ainsi que l'urédo primaire de

Phragmidium Potentillæ-canadensis est pour nous un urédo typique qu'on ne doit pas assimiler, comme on le fait quelquefois, à un cæoma.

La structure cytologique des spores ne doit pas, à notre avis, entrer en ligne de compte dans la définition de l'écidie. Nous avons vu que toutes les écidiospores décrites par les auteurs possèdent deux noyaux, or nous possédons une forme écidienne à structure uninucléée ; elle est tellement semblable par ailleurs aux écidies ordinaires des espèces voisines que nous lui maintenons le nom d'écidie en dépit des différences d'organisation nucléaire qu'elle présente avec elles.

Nous étudierons successivement dans ce chapitre une forme cæoma, le cæoma du *Phragmidium subcorticium*, une forme écidienne typique, l'écidie du *Puccinia Violæ*, enfin une forme écidienne aux cellules uninucléées empruntée au genre *Endophyllum* (1).

§ 1. — *Phragmidium subcorticium* (Schrank) Winter. Développement du cæoma.

Phragmidium subcorticium est un *Eu-Phragmidium* autoxène. Il forme sur les feuilles des Rosiers depuis le printemps jusqu'à l'automne toutes les fructifications des Urédinées complètes. Son cycle de développement est parfois un cycle allongé car le cæoma qui représente le stade écidien peut être suivi d'une ou de plusieurs formes cæoma semblables à la première. Bandi (1903) a montré, en effet,

(1) Nous indiquons ici une fois pour toutes les techniques générales de coloration des noyaux que nous avons suivies :

Fixateurs : alcool absolu, alcool à 95°, Flemming (mélange faible), Merkel, picro-formol.

Colorants : Triple coloration de Flemming, Hématoxyline au fer de Heidenhain.

par le semis de cæomaspores sur divers *Rosa* que le mycélium qui résulte de leur germination peut donner naissance à de nouvelles cæomaspores. Bandi a observé ainsi jusqu'à quatre fois la répétition de la forme cæoma.

Nous étudierons ici un cæoma de première formation. On le distingue des cæomas de redoublement en ce que ces derniers naissent sur des mycéliums binucléés alors que le mycélium qui donne naissance au premier cæoma est à cellules uninucléées. C'est donc au cours du développement de ce premier cæoma que prennent place les phénomènes de duplication des noyaux (1).

On trouve à la fin du mois d'avril, parmi les cellules de la feuille de Rosier attaquée par le *Phragmidium subcorticium*, des filaments mycéliens aux cellules uninucléées qui forment des stromas producteurs de deux sortes de fructifications : les uns, situés sous la cuticule, donnent naissance à des spermogonies ; les autres, sous-épidermiques, à des écidies. Mais tandis que beaucoup de spermogonies sont déjà mûres les écidies qu'on trouve à côté sont à leurs premiers développements qu'une étude attentive nous a permis de suivre.

Aux endroits de la feuille où va se développer une écidie les hyphes du *Phragmidium* forment un massif de cellules uninucléées sous l'épidermedela feuille (Pl. XV, fig. 1). Les cellules mycéliennes les plus voisines de l'épiderme s'allongent perpendiculairement à lui et forment une couche palissadique de cellules uninucléées sous-épidermiques. Leur noyau se divise bientôt et cette division nucléaire est suivie d'une division cellulaire qui partage la cellule primitive en deux autres de tailles inégales : la cellule supérieure, dite

(1) Le matériel étudié a été récolté à Villeperdue (Indre-et-Loire) au printemps de 1913. *Pragmidium subcorticium* formait à la face inférieure des feuilles d'un rosier cultivé ses spermogonies et ses écidies. Spermogonies et écidies ont été suivies ultérieurement par les urédosores et les téleutosores.

cellule stérile, ou « sterile cell » de Blackman, est beaucoup plus petite que la cellule inférieure dite cellule basale ou « fertile cell » de Blackman (Pl. XV, fig. 1, 2). Le plus souvent une seule cellule stérile est ainsi séparée à la partie supérieure de la cellule basale mais il arrive parfois, le plus souvent aux points de rencontre de deux cellules épidermiques, c'est-à-dire aux endroits où il y a de la place, que la cellule basale découpe à sa partie supérieure une seconde cellule stérile, parfois une troisième, parfois même une quatrième (Pl. XV, fig. 3). Nous avons rencontré une fois un vrai sore de telles cellules stériles, un sore s'étendant sur toute la longueur de deux cellules épidermiques et ne comportant pas moins d'une vingtaine de rangées par coupe. Chaque rangée comprenait une cellule basale surmontée de deux ou trois cellules stériles, de trois le plus souvent ; dans l'intervalle séparant les deux cellules épidermiques quatre cellules stériles pouvaient être comptées (Pl. XV, fig. 4).

Chez *Melampsora Lini* Fromme (1912) a signalé l'existence de deux couches de cellules stériles s'étendant d'une manière constante au-dessus des cellules basales. Pour Fromme les deux cellules stériles qui se trouvent au-dessus de chaque cellule basale proviennent de la division d'une cellule stérile unique. Chez le *Phragmidium subcorticium* que nous avons étudié toutes les cellules stériles naissent aux dépens des cellules basales qui découpent successivement à leur partie supérieure une, puis deux, trois et même quatre petites cellules. Le noyau de ces petites cellules reste petit, diminue de taille et disparaît. Dans les rangées de cellules stériles que nous avons observées, les premières cellules formées, aplaties contre l'épiderme, montrent un noyau dégénéré pendant que les dernières formées, qui avoisinent les cellules basales, montrent un noyau encore normal ; on peut suivre sur une même file tous les stades de la dégénérescence des noyaux stériles ; nous trouvons dans ce fait la preuve que ces cellules se sont détachées des cellules

basales et ne résultent pas de la division des cellules de la première couche stérile formée comme l'indique Fromme dans le *Melampsora Lini*.

La dégénérescence des noyaux est suivie ultérieurement de la dégénérescence des cellules stériles elles-mêmes : leur protoplasme, d'abord assez dense, devient vite vacuolaire et n'est bientôt plus représenté que par quelques traînées granuleuses. Dans un sore âgé on ne trouve plus aucune trace des cellules stériles.

Avant que la ou les cellules stériles disparaissent les cellules basales sont le siège d'un phénomène important qui assure le passage de l'état uninucléé à l'état binucléé : on observe des fusions par paires de cellules basales (Pl. XV, fig. 5 et Pl. XVI).

Ce phénomène nous est attesté par les faits suivants :

1° On trouve des cellules basales à deux noyaux deux fois plus larges que les cellules uninucléées voisines (Pl. XVI, fig. 6, 17).

2° Elles se prolongent souvent à la partie inférieure par deux « jambes » continuées elles-mêmes par les cellules mycéliennes (Pl. XVI, fig. 3, 4, 5, 13, 14, 15).

3° Elles sont souvent surmontées de deux cellules stériles correspondant à deux cellules basales primitivement séparées (Pl. XVI, fig. 2 à 6).

4° Enfin on trouve fréquemment des vestiges de la paroi qui les séparait antérieurement (Pl. XVI, fig. 2, 4, 7, 13). Ces restes de parois se voient à la partie inférieure ; la dissolution de la membrane mitoyenne débute par la partie supérieure et se poursuit vers la base des cellules.

Nous n'avons rencontré aucune différence sensible entre les deux cellules qui se conjuguent. En général toutes les deux ont séparé des cellules stériles, il arrive cependant que des fusions se font entre une cellule surmontée d'une cellule stérile et la cellule basale voisine qui n'en a pas encore séparé (Pl. XVI, fig. 7).

Exceptionnellement nous avons observé des fusions de trois cellules (Pl. XVI, fig. 16).

Par suite de la disparition de la membrane mitoyenne les cellules basales passent de l'état uninucléé à l'état binucléé. Elles deviennent binucléées non parce qu'elles ont reçu d'une cellule voisine un noyau par suite d'un phénomène de migration nucléaire mais par simple disparition de la paroi qui séparait primitivement les deux cellules.

C'est là le processus le plus général de la formation des cellules binucléées chez le *Phragmidium subcorticium*. A côté de lui nous en avons observé un autre, beaucoup plus rare, à savoir la formation de cellules binucléées par disparition de la membrane entre une cellule basale et une cellule mycélienne sous-jacente (Pl. XVI, fig. 8, 9, 12, 17).

La cellule binuclèée qui résulte de cette fusion cellulaire n'a pas une largeur supérieure à celle des cellules basales uninucléées ordinaires mais sa longueur est plus grande. Elle n'est surmontée que d'une seule cellule stérile ; ses noyaux sont généralement superposés au lieu d'être côte à côte; enfin on trouve des vestiges de la cloison transversale qui séparait autrefois les deux cellules voisines.

De telles fusions semblent parfois avoir lieu non entre une cellule basale et la cellule inférieure appartenant au même filament mycélien mais entre une cellule basale et une cellule inférieure quelconque ne la prolongeant pas (Pl. XVI, fig. 10).

L'état binucléé est donc atteint chez le *Phragmidium subcorticium* par un phénomène de cytogamie consistant en la fusion de deux cellules basales palissadiques contiguës — c'est le cas de beaucoup le plus fréquemment réalisé — ou en la fusion d'une cellule basale et d'une cellule inférieure diversement placée par rapport à elle.

Les cellules basales, devenues binucléées par les processus que nous venons de voir, recommencent à fonctionner comme elles le faisaient avant la duplication de leurs

noyaux : leurs deux noyaux se divisent simultanément; les cellules elles-mêmes se cloisonnent et détachent à leur partie supérieure de courtes cellules en files produites dans le même ordre que les cellules stériles, les dernières formées refoulant les anciennes. Le jeu des cellules basales, un moment interrompu par les phénomènes de cytogamie, produit donc à nouveau des chaînes de cellules mais les cellules formées sont cette fois binucléées ; elles ne dégénèrent pas comme les cellules stériles ; elles deviennent les cellules-mères des écidiospores (Pl. XVI, fig. 10 à 18). Chacune naît binucléée ; dans les cas de fusion de trois cellules les cellules-mères produites sont trinucléées (Pl. XVI, fig. 16).

Les deux noyaux de chaque cellule-mère se divisent par division conjuguée. Nous avons observé les détails de cette division qui a fait l'objet d'une publication antérieure (Mme Moreau, 1913[2]). A la division des noyaux succède une division de la cellule-mère d'écidiospore qui détache vers le sommet une cellule binucléée, c'est l'écidiospore, vers la base une cellule plus petite, également binucléée, c'est la cellule intercalaire (Pl. XVI, fig. 15, 18).

Dans cette dernière les deux noyaux sont petits ; ultérieurement ils dégénèrent. La cellule intercalaire elle-même disparaît ; seules persistent les écidiospores.

Dans un sore jeune (Pl. XVI, fig. 18) on trouve en files les diverses cellules qui résultent du fonctionnement des cellules basales : c'est d'abord, sous l'épiderme, les cellules stériles dont le noyau a depuis longtemps disparu et qui témoignent de l'activité précoce des cellules basales ; au-dessous, des écidiospores et des cellules intercalaires ; vers la base, des cellules-mères d'écidiospores n'ayant pas encore séparé de cellules intercalaires ; à la partie inférieure, des cellules basales en pleine activité.

Il ne se forme pas de pseudo-péridium ; l'écidie de *Phragmidium subcorticium* a les caractères d'un cæoma ; la masse des spores est mise en liberté par la rupture de l'épiderme.

L'histoire d'un cæoma comporte donc essentiellement la formation de cellules basales qui fonctionnent à deux reprises séparées par une période de repos au cours de laquelle elles acquièrent la structure binucléée. Pendant la première période de leur activité elles séparent des cellules stériles, uninucléées, appelées à disparaître ; pendant la seconde phase de leur fonctionnement elles produisent des cellules-mères d'écidiospores productrices elles-mêmes d'écidiospores et de cellules intercalaires.

Nous reviendrons sur la signification des cellules produites au cours de la première période de l'activité des cellules basales ; elles nous paraissent dès maintenant, par leur mode de formation, homologues des cellules-mères des écidiospores ; c'est un sore qui précède l'écidie et que nous avons désigné du nom de *préécidie* (Mme Moreau, 1914[3]). Les cellules stériles qu'il produit et les cellules-mères des écidiospores ne diffèrent au point de vue de leur formation que par le caractère précoce des premières, tardif des secondes, d'où résulte pour les unes une structure uninucléée, pour les autres une structure binucléée ; celle-ci présente, en raison de la descendance des cellules qui la possèdent, une grande importance pour l'histoire ultérieure du développement de l'Urédinée. Chez le *Phragmidium subcorticium* dont nous venons de parcourir l'histoire la condition binucléée s'établit dans les cellules basales du cæoma par un phénomène de cytogamie entre deux cellules basales contiguës ou entre une cellule basale et une cellule sous-jacente.

§ 2. — *Puccinia Violæ* (Schum.) D. C. — Développement de l'écidie.

Puccinia Violæ, comme *Phragmidium subcorticium* que nous venons d'étudier, est une Urédinée autoxène qui effec-

tue son développement complet sur *Viola*; c'est un *Eu-Puccinia*. Il développe ses écidies au printemps à la face inférieure des feuilles du *Viola* qu'il parasite. C'est le développement de ces écidies que nous avons suivi depuis les tout premiers débuts jusqu'à la maturité (1).

Aux endroits de la feuille de *Viola* où doit se développer une écidie de *Puccinia Violæ* le mycélium forme d'abord un massif d'hyphes groupés au-dessous des cellules épidermiques, à la face inférieure de la feuille. Les cellules de ces hyphes sont à protoplasme pauvre et à noyau unique bien visible. Toutes ces cellules possèdent sensiblement les mêmes dimensions. Le massif entier est homogène et indifférencié dans toute son étendue.

Cet état dure peu car bientôt les cellules les plus profondes du massif enrichissent leur protoplasme, divisent activement leur noyau et se cloisonnent rapidement. Pendant ce temps les cellules superficielles subissent des modifications opposées : leurs dimensions s'accroissent, leur protoplasme s'appauvrit, leur noyau diminue de taille. Ces transformations accomplies, l'aspect du massif est tout autre qu'au début ; on y distingue maintenant deux parties : une partie supérieure formée d'hyphes larges et presque vides, une partie inférieure à hyphes courts et à contenu dense (Pl. XVII, fig. 1). La partie supérieure est une portion stérile ; les cellules de ses hyphes vont s'agrandir encore, leur protoplasma va s'appauvrir de plus en plus et leur noyau va dégénérer ; nous les retrouverons à la fin aplaties contre l'épiderme. La partie inférieure est la partie fertile ; elle seule va nous intéresser maintenant. Ce sont les modifications dont elle est le siège que nous allons étudier.

Les hyphes courts de cette partie profonde s'allongent et

(1) Le matériel étudié a été récolté dans le bois de Vincennes en mai 1913 sur *Viola odorata*.

se dirigent vers le centre du massif. Il peut y avoir bifurcation des extrémités de ces hyphes.

A un stade un peu plus âgé (Pl. XVII, fig. 2, et Pl. XVIII, fig. 1) les hyphes allongés se montrent surmontés parfois de quelques petites cellules qui rappellent par leur taille et leur position les cellules stériles des jeunes cæomas ; toutefois le noyau de ces cellules est normal et sensiblement de même taille que celui des cellules allongées sous-jacentes ; leur protoplasme est dense comme celui des cellules allongées dont elles ne diffèrent en général que par la taille. Une fois cependant nous avons observé trois ou quatre files de petites cellules, surmontant des cellules plus longues, dont les plus voisines de la surface montraient un noyau très petit qu'on pouvait considérer comme en dégénérescence (Pl. XVIII, fig. 2). L'aspect, dans ce cas, est tout à fait celui des cæomas ; on pourrait croire que les petites cellules ont été produites par le fonctionnement de cellules basales comme le sont les cellules stériles du *Phragmidium subcorticium*.

De telles cellules ne se retrouvent que rarement dans les sores âgés, soit qu'elles ne se forment pas toujours, soit qu'elles dégénèrent rapidement, soit qu'elles se transforment.

Les cellules allongées sont les futures cellules basales de l'écidie. Ce sont des cellules uninucléées, à gros noyau et à protoplasme abondant. Serrées les unes contre les autres elles se fusionnent bientôt deux par deux, tout comme les cellules basales du *Phragmidium subcorticium* ; la cloison qui les sépare disparaît d'abord à la partie supérieure en général puis dans toute la longueur. De nombreux cas de fusions de cellules ainsi placées côte à côte ont été observés (Pl. XVIII, fig. 3 à 12) ; la structure binucléée se substitue ainsi à la condition uninucléée.

Les cellules basales se montrent maintenant sous la forme de larges cellules binucléées, à protoplasma riche. En général elles sont en contact direct avec les hyphes stériles

aplatis de la partie supérieure du stroma (Pl. XVIII, fig. 4, 6). Elles sont parfois surmontées de deux petites cellules uninucléées à noyau normal et à protoplasme riche (Pl. XVIII, fig. 5, 7) ou à noyau dégénéré et à protoplasme pauvre et peut-être homologues des cellules stériles des cæomas (Pl. XVIII, fig. 3).

Les cellules basales montrent souvent deux jambes à leur partie inférieure, indices de la fusion des deux cellules qui leur ont donné naissance (Pl. XVIII, fig. 8 à 12).

Ces cellules basales divisent leurs noyaux et se cloisonnent à la partie supérieure donnant ainsi naissance aux cellules-mères des écidiospores. Les cellules-mères à leur tour se divisent en écidiospores et cellules intercalaires (Pl. XVIII, fig. 10 à 12).

Le processus de la formation des écidiospores est le même que chez *Phragmidium subcorticium* mais dans les deux cas les écidiospores sont mises en liberté par des procédés différents. Chez *Phragmidium subcorticium* les spores sont libérées par une simple rupture de l'épiderme de l'hôte, chez *Puccinia Violæ* un pseudo-péridium intervient.

Celui-ci se forme assez tardivement, il résulte de la transformation des écidiospores les plus externes du sore. A la partie supérieure les dernières spores de chaque chaîne écidienne, c'est-à-dire les premières spores formées, montrent tous les passages entre les écidiospores typiques et les cellules péridiales les mieux caractérisées : cellules à grandes dimensions, à parois épaissies surtout sur la face externe, à protoplasme pariétal peu abondant, à noyaux latéraux qui dégénèrent. Au-dessous de ces cellules, à l'état jeune, de petites cellules intercalaires sont encore visibles (Pl. XVIII, fig. 13). Sur les côtés toutes les spores de la file écidienne prennent part à la formation du pseudo-péridium ; leurs petites cellules intercalaires sont rejetées sur les côtés où on les observe encore quelque temps (Pl. XVIII, fig. 14).

Quand l'écidie est complètement développée les hyphes larges qui la surmontent sont désorganisés et l'épiderme déchiré. Le pseudo-péridium s'ouvre et les écidiospores sont mises en liberté.

Nous avons fait l'étude expérimentale de la déhiscence du sore écidien ; Comme nous le savons, les cellules du pseudo-péridium sont inégalement épaissies sur tout leur pourtour ; du côté externe leur paroi est rigide et fortement épaissie, elle est restée mince et flexible du côté interne. Plaçons une coupe d'une écidie mûre à l'humidité, dans une goutte d'eau par exemple, le péridium aussitôt s'ouvre à son sommet et les deux moitiés s'écartent ; chacune d'elles effectue un mouvement de l'intérieur vers l'extérieur qui peut s'expliquer par la dissemblance des deux faces : du côté interne la membrane de chaque cellule restée mince s'est allongée pendant que la paroi externe, épaissie, a peu changé. De l'allongement simultané du côté interne de toutes les cellules péridiales résulte un allongement total de la face interne du péridium dont chacune des moitiés se recourbe de dedans en dehors.

Si, partant de cette position du péridium, nous déshydratons la préparation précédente au moyen d'un peu d'alcool nous voyons le mouvement inverse se produire et le péridium se refermer.

Il semble donc que c'est aux propriétés hygroscopiques différentes des parois interne et externe de ses cellules que le péridium doit les mouvements d'ouverture et de fermeture que nous venons de constater. Le rôle du péridium dans la déhiscence de l'écidie serait un rôle mécanique analogue à celui qui a été attribué à l'assise mécanique des anthères chez les plantes supérieures (1).

(1) Après la rédaction de ce travail, nous avons eu connaissance d'une publication de Fromme, parue en juillet 1914, relative au développement de l'écidie d'un certain nombre de formes parmi lesquelles *Puccinia Violæ*.

Le péridium manque, comme nous l'avons vu, dans les cæomas. Son utilité se fait d'ailleurs moins vivement sentir dans le cas des cæomas que dans le cas des écidies : les cæomas, en effet, ont une origine superficielle, les écidies ont une origine profonde. Dans le premier cas la rupture de l'épiderme suffit à assurer la déhiscence du sore, dans le second cas un péridium doit intervenir. L'existence ou l'absence du pseudo-péridium en corrélation avec la naissance profonde ou superficielle du sore est une des diffé-

Les résultats de Fromme sont en accord avec les nôtres dans leurs traits essentiels :

Fromme voit à la base de la jeune écidie des fusions de cellules par paires semblables à celles que nous avons observées.

Il décrit le péridium de l'écidie développée comme formé à la partie supérieure par des écidiospores superficielles transformées, sur les côtés, par les chaînes écidiennes périphériques. C'est ce que nous avons constaté.

Nos avis diffèrent sur l'origine du tissu stérile qui surmonte le tissu fertile dans la jeune écidie. Fromme croit que les grandes cellules du tissu stérile sont issues des hyphes courts du tissu fertile à la manière dont naissent les cellules stériles aux dépens des cellules fertiles dans les jeunes cæomas ; les hyphes fertiles détacheraient en files à leur partie supérieure des cellules stériles d'abord petites qui grandiraient ensuite. Nous ne pensons pas qu'il en soit ainsi ; nous croyons que le tissu stérile à larges cellules n'est que du mycélium végétatif ordinaire à cellules agrandies. Nous avons vu, en effet, le mycélium végétatif primitif, sous-épidermique, se transformer directement et progressivement au voisinage de la partie fertile de la jeune écidie en un mycélium à grandes cellules qui, dimensions de ses cellules mises à part, présente, dans ses membranes, dans son protoplasme et dans ses noyaux, l'aspect du mycélium végétatif ordinaire ; nous avons pu observer tous les intermédiaires entre les petites cellules de la partie supérieure sous-épidermiques, restées à l'état de cellules mycéliennes végétatives ordinaires, et les grosses cellules à protoplasme pauvre qui surmontent le tissu fertile.

Quant aux petites cellules en chaînes qui surmontent les cellules basales, au lieu de les considérer avec Fromme comme de jeunes cellules du tissu stérile à hyphes larges, nous leur réservons la signification des cellules stériles des jeunes cæomas. Découpées comme elles à la partie supérieure des jeunes cellules basales elles doivent avoir la même signification ; ce sont vraisemblablement les « sterile cells » de la jeune écidie comparables aux « sterile cells » du jeune cæoma.

rences les plus importantes entre une écidie et un cæoma.

La naissance des cellules basales tout au voisinage de l'épiderme ou dans la profondeur d'un tissu d'hyphes stériles, la déhiscence du sore et la mise en liberté des spores par la simple rupture de l'épiderme ou par le jeu compliqué d'un pseudo-péridium ne sont d'ailleurs pas les seules différences entre un cæoma et une écidie ; l'étude du développement du cæoma de *Phragmidium subcorticium* et de l'écidie de *Puccinia Violæ* nous en a révélé d'autres relatives à l'existence des cellules stériles. Nous avons vu dans le cæoma de *Phragmidium subcorticium* naître d'une manière régulière au-dessus de chacune des cellules basales une, parfois deux, trois, et même quatre cellules stériles. Blackman (1904) chez *Phragmidium violaceum*, Christman (1905) chez *Phragmidium speciosum* et *Cæoma nitens*, Blackman et Fraser (1906) chez *Melampsora Rostrupi*, Olive (1908[1]) chez *Phragmidium Potentillæ-canadensis*, *Triphragmium ulmariæ* et *Gymnoconia interstitialis*, von Kurssanow (1910) chez *Puccinia peckiana*, Fromme (1912) chez *Melampsora Lini* ont rencontré dans tous ces cæomas la même formation, au moins sous la forme d'une couche de cellules stériles au-dessus des cellules basales. Des recherches de tous les auteurs qui ont porté leur attention sur les premiers débuts de la formation d'un cæoma il résulte donc que la forme cæoma est liée à l'existence de cellules stériles formées d'une façon constante, d'une manière régulière, par le jeu précoce de cellules basales.

Au contraire, ni Hoffman (1912) chez *Endophyllum Sempervivi*, ni Pavolini (1910, 1912) chez *Uromyces Dactylidis* et *Puccinia fusca* n'ont décrit une formation de telles cellules stériles. Cependant Blackman et Fraser (1906) soupçonnent l'existence de cellules stériles dans la jeune écidie d'*Uromyces Poæ* et de *Puccinia Poarum*. Dittschlag (1910) a constaté deux fois des cellules stériles au-dessus des cellules basales dans l'écidie de *Puccinia Falcariæ*. Nous-

même avons rencontré dans les jeunes écidies de *Puccinia Violæ* des cellules stériles sans doute homologues des cellules stériles des cæomas, mais si nous avons parlé d'une production de chaînes de cellules stériles par les cellules basales nous n'avons rencontré ce phénomène que rarement et c'est accidentellement que les cellules stériles ont présenté les caractères de la dégénérescence qui atteint régulièrement les cellules stériles des cæomas. L'absence de cellules stériles, la suppression d'une phase d'activité des cellules basales avant la cytogamie qui double le nombre de leurs noyaux, ou au moins la disparition de la régularité avec laquelle le phénomène a lieu dans les cæomas, paraissent être caractéristiques des écidies proprement dites.

On passe donc des cæomas caractérisés aux écidies typiques par l'acquisition d'un pseudo-péridium et la disparition des cellules stériles. Tous les passages se rencontrent entre les types extrêmes de ces deux formations : on connaît, en effet, des écidies pourvues d'un pseudo-péridium rudimentaire et le *Puccinia Violæ,* dont nous venons de faire l'étude, nous offre encore parfois une formation de cellules stériles. L'évolution de l'appareil écidien chez les Urédinées a donc porté d'une part sur le fonctionnement des cellules basales qui a été retardé et reporté exclusivement après l'acquisition de la condition binucléée, d'autre part sur l'acquisition d'un pseudo-péridium grâce à la spécialisation des écidiospores les plus externes du sore.

Nous voyons donc comment a pu se faire la transformation des cæomas primitifs en les écidies les plus évoluées. Tous les appareils écidiens des Urédinées doivent pouvoir prendre place dans une série partant des formes cæomas et aboutissant aux écidies les mieux caractérisées. Dans cette série notre *Phragmidium subcorticium* occupe une place très inférieure ; le fonctionnement régulier, précoce et actif des cellules basales uninucléées, conduisant à la production d'un

véritable sore formé de chaînes de cellules stériles, nous paraît être un caractère archaïque. Les formes où les cellules stériles ne sont jamais produites en nombre supérieur à deux, comme le *Melampsora Lini* étudié par Fromme (1912), paraissent un peu plus évoluées. Elles conduisent aux formes où une seule cellule stérile est régulièrement séparée et aux formes où la production des cellules stériles devient irrégulière : *Puccinia Violæ*, ainsi que *Uromyces Poæ* et *Puccinia Poarum* étudiés par Blackman et Fraser (1906), de même que *Puccinia Falcariæ* étudié par Dittschlag (1910) nous paraissent prendre place parmi ces dernières formes ; leur pseudo-péridium leur assure la qualité d'écidies proprement dites mais la formation irrégulière des cellules stériles leur vaut une place moins élevée que celle des écidies où toute production de cellules stériles a complètement disparu, comme c'est le cas d'*Endophyllum Sempervivi* étudié par Hoffman (1912), de *Uromyces Dactylidis* et *Puccinia fusca* étudiés par Pavolini (1910, 1912), comme c'est également le cas de la forme écidienne qui fera l'objet du prochain paragraphe de ce chapitre.

Dans cette évolution qui a transformé les cæomas archaïques en écidies évoluées un phénomène est resté inaltéré, c'est la cytogamie. Il se retrouve chez tous les appareils écidiens avec les mêmes caractères et leur confère à tous le même intérêt et la même importance au point de vue de l'étude de l'évolution nucléaire des Urédinées. Nous verrons cependant dans les pages suivantes qu'il peut exceptionnellement faire défaut et son absence apporte dans le développement de l'espèce qui la présente des particularités spéciales de l'évolution nucléaire qui constituent un des points les plus intéressants de notre étude sur la sexualité des Urédinées.

§ 3. — *Endophyllum Euphorbiæ* (D. C.), Winter, var. *uninucleatum*. — Développement d'une forme écidienne uninucléée.

On sait depuis Sappin-Trouffy que toutes les Urédinées possèdent un tronçon binucléé au cours de leur développement. Il est plus ou moins étendu ; parfois réduit à quelques cellules chez un petit nombre de micro-formes il acquiert une importance prépondérante chez les Urédinées complètes et occupe même chez les pyro-Urédinées le cycle évolutif tout entier. A cause de sa grande généralité la nécessité pour les Urédinées de parcourir au moins une partie de leur vie sous la forme binucléée semblait jusqu'à ces dernières années aussi grande que la nécessité pour une Fougère ou une Phanérogame de vivre une partie de son existence sous l'état diploïde et paraissait l'un des faits les mieux établis de la cytologie des Champignons. Une Urédinée dont toutes les cellules eussent été sans exception des cellules uninucléées eût paru aussi étrange qu'une plante supérieure se maintenant indéfiniment sous la forme haploïde, une Fougère ne possédant qu'un prothalle, une Phanérogame réduite à un boyau pollinique. La vie de la plupart des Urédinées paraissait liée à l'alternance des tronçons uninucléé et binucléé comme est liée à l'alternance de l'haplophase et de la diplophase une plante supérieure. Et de même qu'une plante se reproduisant indéfiniment par boutures peut se maintenir à l'état diploïde des Urédinées étaient connues qui avaient perdu l'état uninucléé et qui réduisaient leur cycle évolutif à la seule phase binucléée, mais on ne connaissait aucune Urédinée ayant supprimé de son cycle évolutif tout le tronçon binucléé et accomplissant son développement sous la seule forme uninucléée.

De telles Urédinées existent cependant ; elles sont sans doute fort rares car en n'en connaît qu'un seul exemple que

nous avons signalé il y a quelques années (M[me] Moreau, 1911).

Les *Euphorbia silvatica* d'une région limitée des bois de Marly (Seine) hébergeaient au mois de mai 1911 une Urédinée qui formait sous leurs feuilles des appareils de fructification assimilables à l'œil à des écidies. Il s'agissait vraisemblablement de l'*Æcidium Euphorbiæ silvaticæ* connu encore sous le nom d'*Endophyllum Euphorbiæ*. Les pieds contaminés sont faciles à reconnaître : leurs feuilles sont plus courtes et plus épaisses que les feuilles des pieds sains, les plantes malades ne produisent pas d'inflorescence. Ce sont là les caractères qu'inflige aux *Euphorbia silvatica* le parasitisme de l'*Endophyllum Euphorbiæ*.

L'étude de coupes faites à la main et étudiées sans le secours de réactifs colorants confirmait cette détermination. Il s'agissait bien d'une écidie pourvue d'un pseudo-péridium, productrice de spores en chaînes séparées par des cellules intercalaires. La germination de ces écidiospores devait établir définitivement si on avait affaire à l'*Endophyllum Euphorbiæ*. On sait que les spores des *Endophyllum*, nées comme des écidiospores, germent en un promycélium comme le feraient des téleutospores et que ce caractère, qu'elles partagent avec les écidiospores de *Cæoma nitens* d'après des recherches récentes (Kunckel, 1913, 1914), leur vaut d'être parfois considérées comme des téleutospores.

Mises en germination dans l'eau en cellules de Van Tieghem dès le lendemain de leur récolte nos écidiospores refusèrent de germer ; ce n'est que plus tard, en novembre 1911, que notre attention ayant été attirée sur leur structure cytologique de nouveaux essais de germination furent entrepris. Des semis sur décoction d'*Euphorbia silvatica* furent plus heureux que les premiers et donnèrent lieu à quelques germinations représentées dans les fig. 10 à 14, Pl. XXI. De quelques spores part un tube germinatif présentant deux ou trois cloisons transversales par suite divisé en trois ou

quatre cellules dont quelques-unes ont commencé à pousser sur le côté un bourgeon ; ce sont là les caractères d'un promycélium en train de former ses sporidies. Dès lors on peut croire que la forme étudiée se rapporte à l'*Endophyllum Euphorbiæ* (D.C.) Winter.

Un *Endophyllum Euphorbiæ* a été déjà étudié au point de vue cytologique par Sappin-Trouffy (1896[2]). Il lui reconnaît la structure d'une écidie typique avec des cellules basales binucléées produisant des cellules intercalaires et des écidiospores également binucléées. Il étudie la germination de ces dernières, reconnaît que leurs noyaux ne se fusionnent pas et suit leur destinée dans les cellules du promycélium. Ayant obtenu de la bienveillance de M. Maige, professeur à la Faculté des sciences de Poitiers, communication des échantillons originaux ayant servi aux études de Sappin-Trouffy nous avons pu constater par nous-même l'exactitude de la description donnée par Sappin-Trouffy de l'écidie de l'*Endophyllum Euphorbiæ* et en particulier le caractère binucléé qu'il attribue aux écidiospores de cette espèce.

Toute différente est, à ce point de vue, l'écidie de l'espèce que nous avons récoltée à Marly. Une Note préliminaire (Mme Moreau, 1911) en a fait connaître la structure à maturité et particulièrement la condition uninucléée des cellules qui la composent. Cette structure particulière de notre *Endophyllum* le distingue nettement de l'*Endophyllum Euphorbiæ* (D. C.) Winter étudié par Sappin-Trouffy. La même différence existe chez les Basidiomycètes entre le genre *Godfrinia*, créé par Maire (1902), et le genre *Hygrophorus*. Maire l'a jugée suffisante pour créer un genre nouveau. Sans aller aussi loin on pourra faire de l'*Endophyllum* que nous avons étudié soit une variété de l'*Endophyllum Euphorbiæ* sous le nom de *Endophyllum Euphorbiæ* (D. C.) Winter var. *uninucleatum*, soit une espèce nouvelle, voisine de *Endophyllum Euphorbiæ* (D. C.) Winter, sous le nom de *Endophyllum uninucleatum*.

Dans cette partie de notre travail nous suivrons dans le détail, comme nous l'avons fait précédemment pour *Phragmidium subcorticium* et *Puccinia Violæ*, les diverses étapes du développement de l'écidie particulière de notre *Endophyllum uninucleatum*. Cette étude nous permettra de reconnaître la place archaïque ou évoluée qu'il convient d'attribuer aux Urédinées à cycle très raccourci que sont les *Endophyllum*, elle nous fera préciser l'origine de la structure uninucléée dans l'*Endophyllum uninucleatum* et nous donnera l'occasion de répondre aux nombreuses questions qui nous ont été posées à ce sujet depuis la publication de notre première Note. Elle nous dira en outre les modifications subies par la sexualité dans cet *Endophyllum*, enfin la raison de la suppression du tronçon binucléé qui fait de cette espèce l'une des espèces les plus remarquables parmi les divers types de développement entre lesquels se partagent les Urédinées.

Nous avons suivi pas à pas le développement de l'écidie de notre *Endophyllum uninucleatum*. Il ressemble de très près, comme nous allons le voir, au développement de l'écidie de *Puccinia Violæ*.

A la face inférieure des feuilles de l'*Euphorbia silvatica*, non directement sous l'épiderme mais au-dessous d'une assise de cellules sous-épidermiques, le parasite forme d'abord par endroits des massifs épais et homogènes de plusieurs couches de cellules sensiblement isodiamétriques et de petites dimensions. Elles sont uninucléées avec un noyau de grosseur moyenne dans un protoplasme pauvre et finement granuleux (Pl. XIX, fig. 1).

Un peu plus tard chaque massif montre deux parties : une partie inférieure composée de cellules courtes, à contenu dense et une partie supérieure formée de larges hyphes irréguliers presque complètement vides (Pl. XIX, fig. 2). Cette différenciation s'accentue bientôt : tandis que le caractère stérile de la partie supérieure se manifeste de plus en plus le caractère fertile de la couche profonde apparaît. Les

cellules inférieures, à contenu dense, s'orientent perpendiculairement à la surface de la feuille et s'allongent suivant cette direction; elles contiennent un gros noyau et renferment beaucoup de protoplasme (Pl. XX, fig. 1). Quand ces hyphes fertiles ont acquis une certaine longueur ils sont devenus plus larges. A aucun moment ils ne détachent de petites cellules stériles à leur extrémité supérieure.

A aucun moment non plus ils ne se fusionnent par paires ; à aucun moment ils ne contractent d'union avec les cellules sous-jacentes. Le caractère distinctif de cette forme est l'absence de cytogamie à la base de l'écide ; par suite la duplication des noyaux ne se fait pas et le développement continue avec un seul noyau par cellule.

A un stade plus âgé les cellules-mères des spores se forment. Elles sont uninucléées comme les cellules basales qui leur donnent naissance (Pl. XX, fig. 2). Elles sont en contact direct avec les hyphes plus larges de la partie supérieure, hyphes stériles alors aplatis, à contour sinueux et à noyaux qui dégénèrent ; quand l'écidie sera mûre ils seront désorganisés.

Chaque cellule-mère d'écidiospore se divise en deux comme dans les écidies ordinaires ; elle sépare vers le haut une cellule plus grande qui est l'écidiospore, vers le bas une petite cellule intercalaire généralement en forme de coin. Ecidiospore et cellule intercalaire sont uninucléées. Le processus de la formation des spores à partir de cellules basales allongées est identique à ce qu'il est chez les autres écidies mais dans notre cas toutes les cellules sont uninucléées au lieu de montrer deux noyaux comme dans les cas habituels.

Quand l'écidie est développée l'aspect qu'on observe est celui de la fig. 1, Pl. XXI. Le mycélium sous-écidien a l'aspect de la fig. 7, Pl. XXI.

Le péridium est à cellules uninucléées comme les autres portions du sore (Pl. XXI, fig. 2). Il est constitué au sommet par les dernières spores de chaque chaîne, c'est-à-dire par

les premières spores formées, sur les côtés par des files entières de spores, par les files les plus externes du sore. Quand elles sont âgées les cellules péridiales montrent un noyau petit, dégénéré, un protoplasme pauvre et une membrane épaisse, épaissie surtout du côté externe et striée.

A maturité le sore écidien développé déchire les tissus de l'hôte qui le surmontent, le péridium s'ouvre et les spores s'échappent. Ces spores sont uninucléées (Pl. XXI, fig. 8); lorsqu'elles sont mûres leurs dimensions varient de 18 à 23 μ (Pl. XXI, fig. 9); ce sont les dimensions des spores de l'*Endophyllum Euphorbiæ* d'après les descriptions des auteurs et des spores binucléées de l'*Endophyllum Euphorbiæ* de la collection de Sappin-Trouffy ainsi que nous nous en sommes assurée.

Nous avons donc affaire ici à un *Endophyllum* très voisin de celui qu'a étudié Sappin-Trouffy mais qui en diffère essentiellement par la condition uninucléée de toutes ses cellules. L'histoire de son développement présente de grandes ressemblances avec le développement des autres écidies, en particulier avec celui de *Puccinia Violæ*. La naissance de cellules basales dans la profondeur d'un tissu stérile, la formation en files de cellules-mères d'écidiospores, la séparation de cellules intercalaires, enfin la formation d'un pseudopéridium, tous les traits essentiels qui caractérisent une écidie typique sont réalisés dans celle dont nous venons de retracer l'histoire.

Cependant, le nombre des noyaux mis à part, il existe des différences dans la description que nous avons donnée de la jeune écidie de *Puccinia Violæ* et celle que nous venons de faire de la jeune écidie d'*Endophyllum uninucleatum*; elles vont nous permettre de situer les deux écidies l'une par rapport à l'autre dans l'évolution des formes écidiennes. C'est d'abord la formation d'un tissu d'hyphes précurseur de l'écide situé sous l'épiderme dans le cas de *Puccinia Violæ*, sous une assise sous-épidermique dans *Endophyllum uninu-*

cleatum ; l'écidie d'*Endophyllum uninucleatum* naît donc d'une façon plus profonde que celle de *Puccinia Violæ*. D'autre part nous n'avons pas rencontré dans le développement de l'écide d'*Endophyllum uninucleatum* ces cellules à caractère indécis, sans doute homologues des cellules stériles des cæomas, et qui se forment parfois en chaînes à l'extrémité des cellules basales encore uninucléées de *Puccinia Violæ*.

Naissance assez profonde ou très profonde de l'écide, absence presque complète ou totale de cellules stériles, tels sont les caractères qui différencient les premiers débuts du développement de l'écidie du *Puccinia Violæ* de ceux de l'*Endophyllum uninucleatum*. On passe de la première de ces espèces à la seconde par une exagération des caractères qui séparent les cæomas des écidies du type du *Puccinia Violæ*.

L'évolution qui a conduit des cæomas semblables à celui de *Phragmidium subcorticium* aux écidies du type de *Puccinia Violæ*, par l'enfoncement du sore écidien dans les tissus de la feuille attaquée et par l'irrégularité de la formation des cellules stériles, se poursuit jusqu'à l'écidie d'*Endophyllum uninucleatum* par l'accentuation des mêmes phénomènes, conduisant à la naissance plus profonde de l'écide à l'intérieur de la feuille et à la suppression totale de la formation de cellules stériles. *Endophyllum uninucleatum* occupe donc par les caractères de ses écidies une place plus élevée que *Puccinia Violæ* plus évolué lui-même que *Phragmidium subcorticium*. Les *Endophyllum* nous apparaissent ainsi comme des formes récentes ; leur cycle court n'est sans doute pas primitif mais a été obtenu par raccourcissement du cycle d'une Urédinée possédant d'autres fructifications que les sores écidiens. On pourrait être tenté de considérer notre *Endophyllum*, avec son cycle simple, ses cellules toujours uninucléées, comme une forme archaïque ; de faire des *Endophyllum* avec Barclay une forme ancestrale ; les caractères évolués que nous venons de reconnaître aux

écidies d'*Endophyllum uninucleatum*, joints à ce que nous savons des premiers développements de l'écide d'*Endophyllum Sempervivi* d'après Hoffman (1912), nous autorisent à voir au contraire dans les *Endophyllum* des formes récentes, des formes de régression et dans *Endophyllum uninucleatum* aux cellules toujours uninucléées une des Urédinées les plus évoluées.

Ce dernier caractère, l'absence de tronçon binucléé et l'accomplissement du cycle évolutif tout entier sous la forme uninucléée, confère à l'*Endophyllum* qui le présente une place toute spéciale parmi les Urédinées. Il ne faut pas s'étonner de rencontrer cette particularité chez un *Endophyllum*. Les *Endophyllum*, en effet, forment parmi les Urédinées un genre très particulier, un ensemble de formes aberrantes à plusieurs points de vue : c'est d'abord la germination de leurs spores nées comme des écidiospores et qui germent comme des téleutospores (Tulasne, 1854). A cette particularité qui leur confère une physionomie toute personnelle correspondent des phénomènes nucléaires spéciaux : c'est ainsi que, selon Hoffmann (1912), *Endophyllum Sempervivi* forme des écidiospores binucléées comme les écidiospores ordinaires mais dont les deux noyaux se fusionnent à maturité ; cette fusion ne saurait nous étonner beaucoup puisqu'une telle fusion a lieu dans les téleutospores avant la formation du promycélium. Mais si l'on en croit Sappin-Trouffy (1896[2]) dans les écidiospores d'*Endophyllum Euphorbiæ* aucune fusion n'a lieu entre les deux noyaux bien qu'un promycélium soit produit à la germination. Maire (1900[1]) affirme qu'il en est de même chez l'*Endophyllum Sempervivi* ; il fait connaître, en outre, des phénomènes très intéressants dans la constitution nucléaire de l'*Endophyllum Valerianæ-tuberosæ* : les écidiospores de cette espèce naissent binucléées mais quand elles vieillissent un de leurs noyaux entre en dégénérescence puis disparaît ; lorsqu'elles sont mûres elles sont uninucléées. Le même résultat est obtenu dans notre

Endophyllum uninucleatum mais par un procédé tout différent puisque jamais aucune de ses cellules ne réalise la condition binucléée ; la condition uninucléée qui est celle du mycélium sous-écidien se poursuivant jusque dans les écidiospores âgées.

On assiste donc en parcourant la série des *Endophyllum* à la réduction du tronçon binucléé, complètement supprimé dans *Endophyllum uninucleatum*.

Pareille suppression de la phase binucléée du développement n'est pas spéciale à notre *Endophyllum* parmi les Champignons ; si on ne la connaît pas chez d'autres Urédinées on la retrouve chez quelques Basidiomycètes où elle coexiste avec une morphologie ordinairement en rapport avec une structure binucléée : c'est ainsi que Maire (1901, 1902) étudiant deux *Hygrophorus*, *H. conicus* et *H. ceraceus*, les a trouvés formés exclusivement de cellules uninucléées, y compris leurs jeunes basides ; il a vu dans cette constitution de leur appareil nucléaire une raison suffisante pour les retirer du genre *Hygrophorus* et les placer dans un genre voisin, créé à leur intention, le genre *Godfrinia*.

Des *Godfrinia* de Maire et de notre *Endophyllum uninucleatum* on peut rapprocher également le cas des basides, dès le début uninucléées, que Kniep (1911) a rencontrées sur le mycélium uninucléé de l'*Armillaria mellea ;* les basides nées sur le chapeau sont à l'origine binucléées.

Tous ces cas montrent que la forme des appareils reproducteurs, basides, carpophores, écides, n'est pas liée d'une manière rigide au nombre des noyaux que renferment les cellules ; il y a dissociation de la morphologie et de la structure nucléaire. L'évolution des basides mycéliennes de l'*Armillaria mellea*, des basides du *Godfrinia conica* et du *Godfrinia ceracea* se fait normalement, phénomènes nucléaires mis à part, bien que le mycélium qui les porte soit uninucléé. Les écidiospores de notre *Endophyllum* se forment et germent en un promycélium bien que la

duplication des noyaux n'ait pas lieu à la base de l'écide.

Plusieurs auteurs n'ont pas considéré le cas de notre *Endophyllum* comme aussi simple que ceux que nous venons de rappeler ; le caractère succinct de notre Note préliminaire permettait diverses hypothèses au sujet de la forme dont elle était l'objet. Une connaissance plus précise de notre *Endophyllum*, fondée sur l'étude de la germination de ses spores et des premiers développements de ses écides, va nous permettre de discuter aujourd'hui les diverses hypothèses que nous nous étions autrefois posées sans les formuler et qui nous ont été proposées depuis par les savants qui ont bien voulu s'intéresser à la forme écidienne nouvelle que nous avons décrite.

Vuillemin (1912) pense que notre forme écidienne uninucléée est une première forme écidienne qui doit être suivie d'une seconde, celle-ci normale et présentant à sa base une duplication de noyaux. L'*Endophyllum Euphorbiæ* étudié par Sappin-Trouffy réaliserait cette écidie de redoublement dont les écidiospores binucléées germeraient en un promycélium. L'hypothèse de Vuillemin était valable au moment où elle a été émise puisque notre Note préliminaire ne mentionnait pas la possibilité de la germination des spores en un promycélium ; nous savons maintenant que les écidiospores de notre forme écidienne uninucléée germent comme des téleutospores, malgré leur caractère uninucléé, et que l'évolution de notre *Endophyllum uninucleatum* se poursuit jusqu'à la production des basidiospores sans qu'une cellule binucléée se forme et sans qu'il y ait redoublement du stade écidien.

Fischer (1912) a suggéré une autre conception de notre forme écidienne uninucléée : si on ne voit pas deux noyaux dans les cellules de notre écidie c'est qu'ils se sont déjà fusionnés à un stade précoce du développement. Cette hypothèse si elle était vérifiée offrirait un argument en faveur des idées de Vuillemin et de Maire sur l'équi-

valence d'une cellule à deux noyaux haploïdes et d'une cellule à un noyau diploïde, aussi il importait de reconnaître si le noyau unique des cellules de notre écidie était un noyau haploïde ou un noyau diploïde. Nous nous sommes assurée que ce noyau est un noyau haploïde. En effet, nous avons observé sa division dans les cellules basales et dans les cellules-mères des écidiospores.

Au repos c'est un noyau généralement arrondi avec un nucléole sphérique excentrique, un nucléoplasme réticulé, une membrane nette et un centrosome bien visible. Il a sensiblement les dimensions d'un noyau d'*Endophyllum Euphorbiæ* à cellules binucléées. Quand il se divise le réseau se transforme directement en deux chromosomes ; pendant ce temps la membrane nucléaire disparaît et le nucléole est rejeté dans le cytoplasme (Pl. XXI, fig. 3). Les deux chromosomes se divisent longitudinalement (Pl. XXI, fig. 4) puis se placent au milieu d'un fuseau qui apparaît bientôt. Les deux moitiés de chaque chromosome se séparent ensuite et le stade suivant montre quatre chromosomes-fils qui se dirigent par paires vers chacun des pôles du fuseau (Pl. XXI, fig. 6, 5). La division observée présente donc les caractères que nous avons signalés lors de la mitose végétative de *Phragmidium subcorticium* (Mme Moreau, 1913 [2]) ; c'est une mitose somatique ordinaire, une mitose typique à deux chromosomes c'est-à-dire présentant le nombre haploïde de chromosomes.

Les noyaux de l'écidie à cellules uninucléées que nous avons décrite sont donc des noyaux haploïdes. S'ils résultaient d'une fusion comme le suggère Fischer il faudrait que cette fusion soit suivie immédiatement d'une réduction chromatique. Il serait raisonnable de penser dans l'hypothèse de Fischer qu'une cytogamie a lieu entre deux cellules basales, que leurs noyaux se fusionnent en un seul qui dès ses premières divisions subit la réduction chromatique. Les figures de division que nous a offertes le noyau de la cellule

basale lors de sa première division (Pl. XXI, fig. 6) sont fort différentes des aspects des mitoses réductrices que nous connaissons bien et que nous étudierons longuement plus tard ; le noyau de la cellule basale dès sa première division présente le nombre haploïde de chromosomes. D'ailleurs nous n'avons vu aucun des phénomènes préparatoires qu'entraînerait une réduction chromatique à ce stade : ni noyaux en fusion, ni noyaux appariés, ni aucun phénomène de conjugaison cellulaire ou de migration nucléaire. Nous n'avons rencontré non plus aucun de ces phénomènes aux autres stades du développement. Ayant suivi dans le détail et pas à pas l'évolution de l'écidie de notre *Endophyllum*, depuis ses tout premiers débuts jusqu'à la formation de ses écidiospores, nous sommes en mesure d'affirmer que rien dans son histoire ne justifie l'hypothèse d'une fusion précoce de noyaux.

Nous pouvons dire également qu'il ne se produit aucune duplication des noyaux qui serait suivie d'une dégénérescence précoce de l'un d'eux.

Guilliermond (1913) et Ramsbottom (1912) ont interprété notre forme écidienne uninucléée comme un cas de parthénogénèse. Cette interprétation exige l'assimilation préalable des cellules basales à des gamètes et de la cytogamie à une fécondation. On verra plus tard que nous ne pensons pas que la fusion des cellules chez les Urédinées soit toute la fécondation, ni même qu'elle en soit la partie la plus importante, aussi nous ne considérons pas notre forme écidienne comme un cas de parthénogénèse entièrement comparable à la parthénogénèse des êtres supérieurs.

Chez notre *Endophyllum uninucleatum* il y a suppression de tous les phénomènes qui chez les autres Urédinées sont en rapport avec la sexualité par suite de l'absence des phénomènes de cytogamie ; on peut dire qu'il y a apocytogamie ; celle-ci entraîne la suppression du tronçon binucléé, l'apogamie (apokaryogamie) dans la téleutospore, par suite la suppression de la réduction chromatique.

CHAPITRE II

L'ORIGINE DU TRONÇON BINUCLÉÉ CHEZ LES URÉDINÉES DÉPOURVUES D'ÉCIDIES.

Nous avons étudié dans le chapitre précédent le mode général de duplication des noyaux chez les Urédinées pourvues d'un sore écidien. La duplication des noyaux n'est pas liée d'une manière rigide à la formation d'une écide : notre forme écidienne uninucléée constitue un cas où une écidie naît sur un mycélium uninucléé sans que la condition binucléée s'établisse ; d'autre part des écidies peuvent naître sur des mycéliums binucléés sans que des cytogamies aient lieu comme cela se passe dans les écidies et les cæomas de redoublement. On conçoit donc qu'il n'y ait pas de rapports étroits entre la production d'une écidie et la duplication des noyaux et que l'écidie ne se faisant pas la duplication des noyaux se réalise cependant : c'est ce qui arrive dans tout un ensemble de formes incomplètes dépourvues d'écidies. Bien que l'étude de ces types incomplets présente le plus grand intérêt l'origine du tronçon binucléé dans ces formes a été peu recherchée ; nous avons rappelé précédemment les résultats de Maire (1899) relatifs à une hypo-forme, *Puccinia Liliacearum,* ceux de Christman (1907) sur une brachy-forme, *Phragmidium Potentillæ-canadensis*, d'Olive (1908 [1]) sur une micro-forme, *Puccinia transformans*, de Werth et Ludwigs (1912) sur une autre micro-forme, *Puccinia Malvacearum.*

Nous avons étudié quatre espèces du type micro, pourvues

seulement de téleutospores, et nous nous sommes surtout attachée à rechercher la manière dont s'établit dans ces espèces la structure binucléée.

§ 1. — *Puccinia Malvacearum* Mont.

Puccinia Malvacearum (1) développe ses téleutospores au printemps et en été sur les deux faces des feuilles de plusieurs Malvacées. Ce sont de jeunes feuilles d'*Althea rosea* parasitées par cette Urédinée qui nous ont fourni les matériaux pour cette étude.

Le mycélium qui circule à l'intérieur de la feuille est un mycélium uninucléé ; il forme par endroits sous l'épiderme un tissu pseudo-parenchymateux aux cellules uninucléées. Les cellules proches de l'épiderme s'allongent et s'élargissent un peu (Pl. XXII, fig. 1), se mettent bientôt par paires et se fusionnent (Pl. XXII, fig. 2, 6) : la cloison qui sépare deux cellules se dissout d'abord à la partie supérieure

(1) C'est dans le mycélium et les jeunes téleutospores du *Puccinia Malvacearum* que pour la première fois chez les Urédinées Beauverie (1914) a signalé l'existence d'un chondriome. A la même époque nous poursuivions nous-même des recherches sur le même sujet et nous avons pu compléter la description de Beauverie du chondriome de *Puccinia Malvacearum* par l'étude des téleutospores âgées de cette Urédinée (Mme Moreau, 1914[4]). Le stroma sous-hyménial nous a montré comme à Beauverie quelques chondriocontes mais surtout de très petites mitochondries (Pl. XXVIII, fig. 15). Dans les jeunes téleutospores, avant la fusion des noyaux, et dans les pédicelles les chondriocontes ne nous ont pas semblé aussi nombreux qu'il l'a paru à Beauverie ; pour nous, là encore, ce sont les mitochondries qui dominent (Pl. XXVIII, fig. 16, 17). Dans les vieilles téleutospores, après la karyogamie, il n'y a plus de chondriocontes mais seulement des mitochondries de tailles diverses (Pl. XXVIII, fig. 18). Les mitochondries des téleutospores, jeunes ou vieilles, sont de taille plus grande que celles du mycélium.

(La technique employée est la méthode IV de Regaud : coloration à l'hématoxyline au fer de Heidenhain après fixation au mélange bichromate de potassium et formol).

puis disparaît progressivement jusque vers la base ; il en résulte une cellule binucléée origine d'un mycélium binucléé qui produira bientôt les téleutospores. Une courte chaîne de deux ou trois cellules binucléées s'établit en effet sur le premier article binucléé formé (Pl. XXII, fig. 7 à 9) ; elle se termine d'abord par une cellule-mère de téleutospore puis par une téleutospore avec son pédicelle.

La fusion a quelquefois lieu entre deux cellules d'inégales dimensions mais nous n'avons pas constaté le phénomène de migration nucléaire signalé par Werth et Ludwigs (1912). D'après nos observations la condition binucléée s'établit ici par un phénomène de cytogamie semblable à ceux que nous avons rencontrés dans les Urédinées pourvues d'écidies. C'est aussi le même mode de duplication des noyaux que nous allons rencontrer dans deux autres micro-formes, *Puccinia Buxi* et *Uromyces Ficariæ.*

§ 2. — *Puccinia Buxi* D. C.

Puccinia Buxi présente au point de vue historique un grand intérêt : c'est dans cette espèce qu'a été découverte en 1893 par Dangeard et Sappin-Trouffy la fusion nucléaire dans la téleutospore des Urédinées ; elle constitue le premier exemple connu de la fusion de noyaux dont l'existence est générale chez les Champignons supérieurs et qu'on désigne sous le nom de karyogamie dangeardienne.

Aucune attention spéciale n'a été portée sur l'origine du tronçon binucléé dans cette micro-forme. Sappin-Trouffy (1896[2]) a bien observé que les téleutospores jeunes sont binucléées et que le mycélium végétatif qui parcourt les espaces intercellulaires de la feuille du *Buxus sempervirens* est uninucléé mais il n'a pas vu comment se fait le passage de la structure uninucléée à la structure binucléée ; c'est sur ce point précis du développement que nos recherches ont porté.

Les feuilles de *Buxus sempervirens* sont souvent attaquées au printemps par le *Puccinia Buxi*. Le mycélium forme des massifs de cellules uninucléées entre les cellules de la plante hospitalière ; il pénètre même à l'intérieur de ces dernières et y développe de nombreux suçoirs cylindriques qui se mettent par leur extrémité libre en contact avec le noyau de la cellule (Pl. XXII, fig. 10). En été il y a épaississement des endroits infectés de la feuille à la suite d'un allongement des cellules palissadiques et d'un renflement des cellules du tissu lacuneux ; à la suite de cet épaississement, à ces mêmes places, les téleutospores se développent.

On voit sous l'épiderme, souvent sur les deux faces de la feuille de l'hôte, des stromas mycéliens bien développés dont les cellules supérieures sont allongées (Pl. XXII, fig. 11). Ces cellules pressées les unes contre les autres se fusionnent par paires à un stade ultérieur. Les fig. 12, 13, 14 (Pl. XXII) permettent de croire que la fusion peut avoir lieu entre deux cellules diversement placées l'une par rapport à l'autre. Des restes de fusions de cellules placées côte à côte sont représentés fig. 14, 15 (Pl. XXII) ; ces figures montrent des cellules à deux jambes qui ont déjà séparé une cellule binucléée à leur partie supérieure. Le premier dikaryocyte donne naissance à une ou deux cellules binucléées (Pl. XXII, fig. 16) et une cellule-mère de téleutospore se forme. La cellule-mère se divise en deux : téleutospore et pédicelle sont ainsi produits.

Comme nous le voyons, un petit nombre de générations de cellules binucléées séparent la téleutospore de la première cellule à deux noyaux. Celle-ci résulte, comme chez *Puccinia Malvacearum*, de la fusion de deux cellules. Nous retrouvons ici encore le même processus de duplication des noyaux, le même phénomène de cytogamie à la base du téleutosore.

§ 3. — *Uromyces Ficariæ* (Schum.) Winter.

Uromyces Ficariæ est une Urédinée incomplète que certains auteurs considèrent comme une micro-forme et que d'autres rapportent au type hémi. On trouve parfois en effet quelques urédospores parmi les téleutospores ce qui permet à *Uromyces Ficariæ* de prendre place parmi les hémi-Urédinées, mais l'existence des urédospores est inconstante et *Uromyces Ficariæ* accomplit le plus souvent son développement selon le type micro. Les échantillons que nous avons récoltés, et que nous étudions ici, ne nous ont montré que des téleutospores (1).

D'autre part les avis des auteurs diffèrent sur le nombre des noyaux que renferment les cellules mycéliennes. D'après Sappin-Trouffy (1896[2]) les noyaux sont au nombre de deux par cellule. D'après Blackman et Fraser (1906) les hyphes de la base du téleutosore sont binucléés mais il n'y a qu'un seul noyau par cellule dans le mycélium général. C'est ce que nos observations ont confirmé et nous avons pu suivre le passage de la condition uninucléée à la condition binucléée à la base du téleutosore.

Le mycélium intercellulaire est à cellules uninucléées (Pl. XXIII, fig. 1).

La duplication des noyaux se fait à la base du téleutosore à des hauteurs variables. Les hyphes forment d'abord sous l'épiderme de l'hôte un stroma aux cellules uninucléées. Plus tard on trouve des cellules uninucléées et des cellules binucléées (Pl. XXIII, fig. 4, 6). La duplication des noyaux est réalisée par la fusion de deux cellules voisines (Pl. XXIII, fig. 2 à 4). Plusieurs générations de cellules binucléées se succèdent avant la formation de la téleutospore. La cellule

(1) Ils furent récoltés à Fontenay-sous-Bois en 1914. *Uromyces Ficariæ* formait des téleutosores bruns à la face inférieure des feuilles et sur le pétiole de *Ficaria ranunculoïdes*.

terminale de chaque chaîne binucléée devient la cellule basale, s'allonge, ses deux noyaux se divisent, une cloison se forme qui sépare à la partie supérieure une cellule-mère de téleutospore. La cellule-mère elle-même se divise et forme la téleutospore et son pédicelle. Plusieurs téleutospores sont souvent produites par la même cellule basale qui se ramifie (Pl. XXIII, fig. 5).

La duplication des noyaux dans cette forme se fait donc encore ici par un phénomène de cytogamie qui prend place à la base du jeune téleutosore mais à un niveau assez profond, plus profond que dans les cas précédents. Les cellules stériles binucléées, réduites à une courte chaîne dans les formes précédentes, prennent ici une certaine importance. Le tronçon binucléé devient prépondérant dans la micro-forme que nous allons étudier maintenant, *Uromyces Scillarum.*

§ 4. — *Uromyces Scillarum* (Grev.) Winter.

Toutes les micro-formes étudiées précédemment nous ont offert des phénomènes très analogues. Dans toutes on observe sur un mycélium uninucléé la naissance des téleutosores à la suite d'une duplication des noyaux survenue à la base du sore.

Uromyces Scillarum constitue une micro-forme d'un type différent des précédentes : le mycélium y est binucléé et les téleutospores naissent de cellules binucléées sans que rien de particulier ait lieu à la base du téleutosore ainsi que la chose se passe dans le cas des Urédinées complètes ou dans le cas des deux brachy-formes *Puccinia obtegens* et *Uromyces Glycyrrhizæ* étudiées par Olive (1913).

Le caractère binucléé du mycélium végétatif de l'*Uromyces Scillarum* a été reconnu par Blackman et Fraser (1906) ; nos observations confirment les leurs.

L'*Uromyces Scillarum* étudié par nous formait au mois de mai des téleutosores brun foncé disposés en cercles concentriques sur les deux faces des feuilles d'un *Endymion nutans* (1). Le mycélium intercellulaire est formé d'articles binucléés (Pl. XXIII, fig. 7 à 9) ; il donne naissance directement aux téleutospores. Il y a d'abord, sous l'épiderme, formation d'un massif d'hyphes à cellules binucléées sensiblement isodiamétriques (Pl. XXIII, fig. 10) ; les cellules de la partie supérieure s'élargissent ensuite, s'allongent, deviennent directement les cellules basales du téleutosore (Pl. XXIII, fig. 11). On n'observe aucun phénomène de cytogamie à la base du sore.

On peut donc distinguer parmi les micro-formes deux types de développement selon que les téleutosores se forment sur un mycélium végétatif uninucléé ou sur un mycélium végétatif binucléé. Entre ces deux types extrêmes se placent des intermédiaires comme *Uromyces Ficariæ* où le tronçon binucléé prend une certaine importance au-dessous des téleutospores.

Ces deux cas, morphologiquement très semblables, sont très différents au point de vue nucléaire. Dans l'un d'eux l'appareil végétatif est à cellules uninucléées, dans l'autre il est formé de cellules à deux noyaux.

Dans le premier type des phénomènes de cytogamie se produisent à la naissance du sore, dans le second la structure binucléée est réalisée d'une manière précoce et sa naissance doit être recherchée soit dans le mycélium végétatif, soit à son origine.

Nous ignorons où et comment se fait la duplication des noyaux chez *Uromyces Scillarum* mais il nous paraît vraisemblable de croire qu'elle se produit dès la germination de la sporidie ou à un moment précoce du développement sans que rien dans la morphologie des cellules ne trahisse

(1) Matériel récolté à Fontenay-sous-Bois, en mai 1914.

l'existence des phénomènes intimes qui modifient leur structure nucléaire. En effet, le cas de l'*Uromyces Scillarum* nous semble tout à fait comparable à celui des Basidiomycètes où les basides se forment sur un mycélium binucléé sans qu'on sache dans la plupart des cas l'origine de sa structure binucléée. On sait cependant que chez *Hypochnus terrestris* le premier dikaryon se fait dans la basidiospore d'après Kniep (1913), que chez les Coprins d'après Nichols (1904), chez *Coprinus nycthemerus* d'après Kniep (1913) il se forme en un endroit quelconque du mycélium mais à une période précoce du développement. Le premier dikaryon de l'*Uromyces Scillarum* doit sans doute se faire dans les mêmes conditions que le premier dikaryon des Basidiomycètes.

De toute l'étude que nous venons de faire de l'origine des dikaryocytes chez les Urédinées fondée sur l'observation de formes complètes et de formes incomplètes, de formes pourvues d'écidies et de formes sans écidies, il résulte que le phénomène le plus général qui donne lieu à la duplication des noyaux de ce groupe de Champignons consiste en un phénomène de cytogamie qui prend place en général à la base d'un cæoma ou d'une écidie mais qui peut aussi se faire à la base d'un autre sore quand le sore écidien fait défaut. L'étude du dernier cas étudié nous montre que la duplication des noyaux n'est pas nécessairement liée à la naissance d'une fructification et qu'elle peut se faire en un autre endroit du développement comme cela se produit chez les Basidiomycètes.

Nous tirerons parti de ces données pour rechercher dans le prochain chapitre quelle est la signification de la duplication des noyaux chez les Urédinées et d'une manière générale chez les Champignons au point de vue des phénomènes de la sexualité chez ces végétaux.

CHAPITRE III

LA SIGNIFICATION SEXUELLE DE LA CYTOGAMIE.

Si l'on met à part le cas très spécial de l'*Endophyllum* que nous avons décrit comme forme écidienne uninucléée toutes les Urédinées jusqu'ici connues possèdent un tronçon binucléé dont l'importance dans le cycle évolutif est parfois considérable et qui occupe quelquefois le cycle évolutif tout entier. Cette structure binucléée a été considérée par tous les auteurs comme ayant des rapports étroits avec la reproduction sexuelle soit qu'elle précède la fécondation, comme le veulent Dangeard et Sappin-Trouffy, soit qu'au contraire elle lui succède, comme le veulent la plupart des auteurs. L'opinion qui voit dans la duplication des noyaux chez les Champignons une conséquence de la fécondation a gagné du terrain dans ces dernières années grâce aux descriptions qu'ont données Schikorra (1909), Claussen (1912), Bessonoff (1914 [1, 2]) des phénomènes cytologiques qui prennent place à la base du périthèce de certains Ascomycètes. D'après eux, le ou les noyaux venus de l'anthéridie s'accoleraient sans se fusionner au noyau unique ou aux noyaux multiples de l'oogone et les paires de noyaux ainsi associés formeraient autant de dikaryons dont l'ensemble est comparable au tronçon binucléé des Urédinées. Nous n'avons pas à discuter ici la conception de ces auteurs ni l'exactitude des faits sur lesquels elle repose mais, en ce

qui concerne les Urédinées, il ne nous paraît pas que le prélude de la formation du tronçon binucléé constitue une fécondation. Nous discuterons successivement les deux opinions qui ont été émises à ce point de vue au sujet des phénomènes de duplication des noyaux : les uns, avec Vuillemin (1896), Maire (1900[2]), considèrent que la duplication des noyaux à l'origine du tronçon binucléé constitue un acte entièrement comparable à la fécondation des êtres supérieurs ; d'autres (Christman, 1905 ; Pavillard, 1912) considèrent que le même phénomène constitue un premier acte de la fécondation dont l'acte final prend place dans la téleutospore lors de la fusion dangeardienne.

Pour la plupart des auteurs les cellules qui se fusionnent dans le phénomène de Christman sont des gamètes, reçoivent le même nom que les cellules qui, chez les animaux et les plantes supérieures, fusionnent leurs noyaux peu après leur union.

L'un des principaux arguments des défenseurs de cette manière de dire consiste à considérer que la fusion des cellules chez les Urédinées tient vraiment la place d'une incontestable fécondation : à leurs yeux les cellules copulatrices sont de véritables gamètes, des gamètes femelles, des oosphères qui recevaient autrefois la fécondation par des spermaties. Cette fécondation est aujourd'hui disparue mais il reste des vestiges de son appareil initial sous la forme d'un trichogyne qui surmonte encore quelquefois les cellules en copulation ; ce trichogyne jouait, pense-t-on, un rôle comparable à celui du trichogyne des Floridées. On le voit, cet argument est lié de très près à l'adoption de la théorie de l'origine des Urédinées et des Champignons supérieurs aux dépens des Floridées ; une telle parenté nous paraît assez peu fondée pour qu'un argument qui lui emprunte toute sa valeur perde à nos yeux toute son importance.

Les partisans de l'assimilation des cellules copulatrices des Urédinées à des gamètes disposent d'un argument plus

sérieux relatif à la comparaison du résultat de cette copulation de cellules avec le résultat de la fécondation des plantes supérieures. Chez celles-ci la fécondation ouvre une phase nouvelle dans le cycle évolutif, la phase diploïde ; chez les Urédinées les deux noyaux réunis dans les cellules du tronçon binucléé paraissent à Vuillemin et à Maire équivalents au noyau diploïde du sporophyte des plantes supérieures. Les partisans de cette manière de voir admettent que l'ensemble des deux noyaux d'un dikaryocyte d'Urédinée correspond à un noyau unique de sporophyte de plante supérieure et constitue une unité biologique dont l'existence est consacrée par le nom de dikaryon. Examinons cette conception : le dikaryon représente-t-il un noyau diploïde ou deux noyaux haploïdes réunis dans une même cellule ? Constitue-t-il véritablement une unité nucléaire assimilable à l'unité nucléaire d'un noyau diploïde ?

Nous ne le pensons pas.

Les mitoses conjuguées qui frappent à la fois les deux noyaux d'un dikaryon ne sont qu'un cas particulier de la simultanéité avec laquelle se divisent des noyaux en nombre quelconque réunis au sein d'un même protoplasme et recevant de ce dernier aux mêmes moments les mêmes impulsions. Ce n'est pas un phénomène plus frappant que la simultanéité et parfois le synchronisme fidèle avec lequel se divisent les noyaux dans le thalle des *Vaucheria* (von Kurssanow, 1911), dans celui des Mucorinées (Moreau, 1913[2]), dans les oogones et les anthéridies des Péronosporées (Stevens, 1899) et des Saprolégniées (Davis, 1903), dans les sporanges des Vampyrelles (Dangeard, 1900) et dans d'autres structures cénocytiques. Et de même que dans ces divers exemples le synchronisme de la division des noyaux n'est pas toujours réalisé d'une manière parfaite de même les deux noyaux d'un dikaryon ne se divisent pas toujours à la fois, nous avons rencontré quelques cas où l'un des

noyaux était dans un état de division avancée alors que l'autre entrait à peine en division.

Il existe également des cas où les deux noyaux du dikaryon n'ont pas du tout la même destinée. Maire (1900[1]) a fait connaître chez *Endophyllum Sempervivi* la dégénérescence de l'un des noyaux dans l'écidiospore, il faut donc admettre une dissociation de l'unité nucléaire que constituerait le dikaryon, il faut croire à l'indépendance des noyaux dont l'un persiste alors que l'autre disparaît ; peut-être pourrait-on même penser que la disparition de l'un d'eux est le résultat d'un antagonisme, la conséquence d'une concurrence qui s'exerçait entre eux.

Que dira-t-on maintenant des cas nombreux observés par les auteurs, et rencontrés également par nous, où des files de cellules se maintiennent régulièrement avec trois, parfois quatre, noyaux par cellule ? L'existence de cellules régulièrement trinucléées au cours de l'évolution d'un tronçon binucléé est un phénomène fréquent qui se rencontre non seulement chez des Urédinées mais encore chez des Protozoaires pourvus de dikaryons : c'est ainsi que Dangeard (1910) l'a observé chez des *Arcella* dont quelques individus pourvus de trois, quatre et même six noyaux transmettaient ce même nombre de noyaux aux cellules résultant de leur division. Dira-t-on qu'il s'agit là de nouvelles unités biologiques, équivalentes chacune à un noyau unique qui renfermerait 3n, 4n ou 6n, chromosomes et l'existence de ces unités nucléaires s'imposera-t-elle au point qu'on crée pour elles les vocables de tri, tetra, ou hexakaryon ? Mais la même conception vaudrait pour les structures cénocytiques au moment des divisions simultanées de leurs noyaux; tout l'appareil nucléaire d'une zygospore de Mucorinée équivaudrait à un noyau unique pourvu d'un grand nombre de chromosomes. Nous ne pensons pas que les défenseurs de l'idée du dikaryon considéré comme équivalent à un noyau double adoptent pour les noyaux des zygospores cette

manière de dire qui entraînerait l'abandon de toutes nos idées relativement à la structure nucléaire de tous les êtres cénocytiques.

Nous opposons d'autre part aux auteurs qui considèrent la cytogamie des Urédinées comme une fusion de gamètes et le premier dikaryocyte comme un œuf une objection qui nous est suggérée par la comparaison de l'origine du tronçon binucléé chez les Urédinées et chez les autres Champignons : chez les Urédinées le premier dikaryon naît de la fusion de deux cellules : ailleurs (*Penicillium*) il naît de la fragmentation en cellules binucléées d'un ascogone primitivement multinucléé (Dangeard, 1907) ; chez certains Basidiomycètes (*Hypochnus*) il prend naissance par la division du noyau unique de la basidiospore (Kniep, 1913) ; chez certains Ascomycètes (*Hypomyces*) l'ascogone aux cellules binucléées provient d'un ascogone aux cellules uninucléées par division dans chaque cellule du noyau unique qu'elle renfermait (Moreau, 1914) ; ailleurs encore (forme rhacophylléenne de *Psathyrella disseminata*) le nombre des noyaux est amené à deux par la dégénérescence des noyaux supplémentaires (Moreau, 1913[1]) ; chez les Urédinées ellesmêmes Holden et Harper (1903) citent le cas du *Coleosporium Sonchi-arvensis* où la sporidie divisant son noyau forme le premier dikaryocyte et Maire (1900[1]) attribue l'origine du premier dikaryon dans l'*Endophyllum Sempervivi* à une division de noyau non suivie de la formation d'une cloison. Tous ces phénomènes qui préludent à l'établissement du tronçon binucléé sont homologues ; la signification sexuelle de l'un entraîne la même signification sexuelle pour les autres. Si nous voyions une fécondation dans les cytogamies des Urédinées nous serions amenés à interpréter de même des phénomènes purement végétatifs comme une dégénérescence de noyaux ou une division mitotique banale.

Nous fondant donc sur la fragilité de la théorie de la descendance des Urédinées aux dépens des Floridées,

d'autre part nous refusant à considérer deux noyaux situés dans une même cellule comme un complexe nucléaire équivalent à un noyau unique diploïde, considérant la diversité des méthodes qui assurent chez les Champignons la naissance du premier dikaryon et reconnaissant l'impossibilité de les assimiler toutes à une fécondation nous rejetons l'opinion qui voit dans la fusion des cellules à l'origine du tronçon binucléé des Urédinées *toute* la fécondation et nous nous demandons maintenant si ce phénomène ne constitue pas une partie de la fécondation dont il serait le premier épisode.

Nous nous heurtons ici à la difficulté de définir d'une façon précise le terme de fécondation. Ce nom, employé par les anciens zoologistes pour les animaux supérieurs à une époque où on ignorait les phénomènes intimes de la reproduction sexuelle, a dû changer de sens avec les progrès de nos connaissances sur la reproduction. La fécondation chez les animaux désignait encore récemment d'une manière exclusive la fusion de deux gamètes ; le mot acquit chez les végétaux le même sens après avoir perdu celui d'union du tube pollinique et de l'ovule. Plus tard, quand fut attribuée aux noyaux toute l'importance qu'on leur donne aujourd'hui, le mot de fécondation désigna pour certains auteurs la fusion des noyaux ; celle-ci devint le phénomène capital de la reproduction sexuelle. Enfin les connaissances récentes sur la réduction chromatique laissent croire que c'est pendant ce phénomène que s'unissent les substances paternelle et maternelle ; on pourrait peut-être penser que là se trouve le phénomène capital de la reproduction sexuelle. Quoi qu'il en soit le mot de fécondation éveille aujourd'hui la notion de trois ordres de phénomènes : une fusion de cellules, une fusion de noyaux, une réduction chromatique.

Chez les animaux supérieurs ces trois phénomènes sont liés d'une manière étroite : la réduction chromatique précède

immédiatement la formation des gamètes et la fusion de ces derniers est suivie de près par la fusion de leurs noyaux. Dans beaucoup d'autres cas ces trois phénomènes se succèdent immédiatement quoique dans un ordre différent : ainsi chez les Algues (*Spirogyra* d'après Karsten (1908) et Tröndle (1911), *Zygnema* d'après Dangeard (1909) et d'après Kurssanow (1911), *Chlamydomonas* d'après Dangeard (1898)) les phénomènes sexuels débutent par la fusion des gamètes, continuent par la fusion des noyaux suivie immédiatement par la réduction chromatique. Fusion cellulaire, fusion nucléaire, réduction chromatique constituent chez ces êtres ce qu'on peut appeler l'acte sexuel complet.

Chez d'autres êtres vivants ces trois phénomènes peuvent se dissocier dans le cycle évolutif ; c'est ainsi que chez les Fougères et chez les plantes supérieures la réduction chromatique ne suit pas immédiatement la fusion des noyaux et que chez les Urédinées la fusion nucléaire ne suit pas immédiatement la fusion cellulaire ; on peut cependant considérer que des rapports étroits relient ces trois phénomènes et on peut dire que la fécondation au sens large du mot commence chez les Urédinées avec la fusion des cellules et se termine par la réduction chromatique. C'est en ce sens qu'on peut soutenir avec Christmann et Pavillard que si la fusion des cellules à la base des écides n'est pas la fécondation elle en constitue le premier épisode.

Cependant il s'agit dans cette manière de voir de la fécondation comprise dans un sens très large. Presque tous les biologistes qui ont parlé de la fécondation en ont fait un phénomène localisé dans le temps et dans l'espace, un phénomène ayant lieu en un point précis du cycle évolutif et dans un organe déterminé ; ils ont employé le mot de fécondation dans un sens restreint et c'est ainsi qu'on l'entend quand on dit que la fécondation chez les Urédinées se fait lors de la fusion des cellules ou lors de la fusion des noyaux. Nous pensons que peu de biologistes refusent le

nom de fécondation au sens large à l'ensemble des trois phénomènes de l'acte sexuel complet et que les divergences ne naissent que lorsqu'on parle de la fécondation dans un sens restreint.

Avec la plupart des biologistes nous considérons comme fécondation au sens large l'ensemble des phénomènes de fusion cellulaire, de fusion nucléaire et de réduction chromatique. Mais les trois épisodes de cet acte sexuel complet n'ont pas à nos yeux la même importance : en particulier la fusion cellulaire que certains considèrent comme le phénomène capital de la reproduction sexuelle chez les Urédinées ne nous paraît pas en être le phénomène essentiel ; cette fusion cellulaire peut en effet manquer au début de l'établissement du tronçon binucléé non seulement chez les Urédinées mais encore chez d'autres Champignons où elle est remplacée par des phénomènes de nature végétative tels que dégénérescences nucléaires ou divisions de noyaux. La fusion cellulaire nous paraît donc ne pas être le phénomène capital de l'acte sexuel complet dont les parties essentielles sont les phénomènes nucléaires.

Vuillemin (1912) suggère pourtant que la formation d'une cellule binucléée pourrait s'accompagner de la fusion d'éléments très importants au point de vue de la sexualité et qui, soit par leur manque de forme définie, soit par l'ignorance où nous sommes de les faire apparaître dans des préparations colorées, échappent à nos yeux ; il désigne même sous le nom d' « amorphogamie » l'ensemble des phénomènes qui constituent ces fusions indépendantes de la morphologie. Nous ne saurions négliger l'intérêt possible de ces phénomènes hypothétiques mais nous ne pouvons sacrifier en leur faveur l'importance que nous avons le droit d'attribuer aux phénomènes certains et bien reconnus que sont les phénomènes nucléaires.

Les phénomènes nucléaires nous paraissent constituer dans l'état actuel de nos connaissances la partie importante

de la reproduction sexuelle et nous devons nous demander ce qui est le plus essentiel ou de la fusion des noyaux ou de la réduction chromatique et auquel de ces deux phénomènes revient le nom de fécondation au sens strict.

Les zoologistes soutenaient autrefois, et cette opinion est encore chez eux répandue, que la fusion des noyaux est une conséquence de la réduction chromatique ; cette conception est en contradiction avec ce que nous ont appris les recherches sur l'évolution nucléaire des êtres inférieurs qui nous montrent au contraire la réduction chromatique être une conséquence de la fusion des noyaux.

La fusion des noyaux est donc le *phénomène central* de l'acte sexuel, la fusion cellulaire en est le *prélude* non nécessaire et la réduction chromatique en est la *conséquence* proche ou lointaine. La fusion nucléaire nous paraît, dans l'état actuel de nos connaissances, tenir la place prépondérante dans l'acte sexuel, constituer le phénomène capital de la reproduction sexuelle et mériter au sens étroit du mot le nom de fécondation.

C'est ce phénomène que nous allons maintenant étudier chez les Urédinées et comme chez ces êtres il est immédiatement suivi par la réduction chromatique la seconde partie de ce travail sera consacrée à l'ensemble des deux phénomènes : fusion des noyaux, réduction chromatique.

DEUXIÈME PARTIE

LA KARYOGAMIE ET LA RÉDUCTION CHROMATIQUE

Dans la première partie de ce travail nous avons vu comment s'établit la condition binucléée dans le cycle évolutif des Urédinées. Grâce à des phénomènes de cytogamie se forme un mycélium binucléé producteur d'écidiospores, d'urédospores, de téleutospores. Les phénomènes nucléaires dont ces dernières sont le siège marquent la fin de la structure binucléée et le retour à l'état uninucléé ; par une fusion qui prend place dans la téleutospore âgée ses deux noyaux se réunissent en un noyau de conjugaison qui dès les premières divisions manifeste des phénomènes de réduction chromatique. Ce sont ces phénomènes de karyogamie et de réduction chromatique que nous allons étudier mais avant de le faire il convient de bien s'entendre sur le sens précis que nous attribuons au mot karyogamie.

Il faut, en effet, savoir quand on parle de la karyogamie chez les Urédinées si on entend la réunion de deux noyaux en un seul possédant sous une même enveloppe nucléaire la chromatine des deux autres ou si, avec Vuillemin (1910), ce mot désigne la réunion de deux noyaux dans une seule cellule qui, chez les Urédinées, marque le début du tronçon binucléé. La duplication des noyaux est pour Vuillemin et Maire un phénomène homologue de la fusion des noyaux ou karyogamie des êtres supérieurs et reçoit par suite le même nom. Nous avons discuté cette conception

dans un chapitre antérieur et ce que nous en avons dit nous oblige à réserver le nom de karyogamie chez les Urédinées à la seule fusion qui prend place dans la téleutospore. Ce faisant nous sommes d'accord avec la majorité des botanistes pour lesquels le terme karyogamie est synonyme de fusion de deux noyaux en un seul.

La fusion des deux noyaux de la téleutospore en un seul n'est pas pour Vuillemin et Maire une karyogamie, ils lui réservent le nom de karyomixie ; ils désignent sous ce vocable une fusion de noyaux suivie immédiatement d'une réduction chromatique. Ainsi pour eux la fusion des noyaux des gamètes des animaux supérieurs est une karyogamie, la fusion des noyaux des gamètes d'un Spirogyre est une karyomixie.

Nous préférons conserver, comme le font la plupart des cytologistes, le nom de karyogamie à la fusion de deux noyaux en un seul, cette définition ne préjugeant en rien des suites de la fusion : ou bien l'état haploïde se réalisera dès les premières divisions qui suivront la fusion ou bien une phase diploïde s'introduira dans le cycle évolutif ; le phénomène de fusion nous paraît le même dans les deux cas, les deux cas ne différant l'un de l'autre que par le caractère immédiat ou tardif de la réduction chromatique. La karyogamie des Urédinées désignera pour nous la fusion des noyaux qui a lieu dans la téleutospore.

Les phénomènes de karyogamie chez les Urédinées ont été découverts par Dangeard et Sappin-Trouffy en 1893. Cette découverte marque une date importante dans l'histoire de la sexualité chez les Champignons puisque c'est à cette époque qu'a été signalée pour la première fois la fusion de noyaux qui a été retrouvée depuis dans tous les autres groupes de Champignons supérieurs. C'est en même temps la première mention qui a été faite d'une modalité nouvelle de la sexualité, généralisée depuis chez les Champignons et aussi chez les Protozoaires, et qui a reçu le nom d'auto-

gamie ; à ce point de vue les Urédinées tiennent une place capitale dans l'histoire de nos connaissances sur la sexualité des êtres inférieurs.

Sappin-Trouffy dans ses « Recherches histologiques sur les Urédinées » (1896 [2]) a étendu la découverte de la karyogamie à un grand nombre d'espèces d'Urédinées. Beaucoup d'auteurs l'ont retrouvée depuis et nous-même l'avons observée dans toutes les formes téleutosporifères que nous avons examinées : *Phragmidium subcorticium* (Schrank) Winter, *Puccinia Malvacearum* Mont., *Puccinia Buxi* D. C., *Uromyces Ficariæ* (Schum.) Winter, *Uromyces Scillarum* (Grev.) Winter, *Coleosporium Senecionis* (Pers.) Fr., *Coleosporium Melampyri* (Rebent.) Klebahn, *Coleosporium Sonchi* (Pers.) Lév., etc. La karyogamie présente dans ces formes les caractères indiqués par les auteurs, aussi nous ne nous y arrêterons pas.

La fusion des noyaux dans la téleutospore amène la formation d'un noyau diploïde. La phase diploïde n'est pas de longue durée : Sappin-Trouffy a observé que la karyogamie est suivie immédiatement d'une réduction chromatique. Sappin-Trouffy n'a pas étudié les détails de cette réduction chromatique mais les figures karyokinétiques qu'il a rencontrées, d'une part dans le mycélium végétatif, d'autre part au moment de la germination de la téleutospore, l'ont conduit à admettre que les deux mitoses qui se produisent lors de la formation du promycélium sont des mitoses réductrices.

Dans une Note préliminaire Dangeard et Sappin-Trouffy (1895) signalent deux chromosomes au cours de la division du noyau végétatif chez *Puccinia Liliacearum*. En 1896 Sappin-Trouffy étend à un grand nombre de cas la description de la mitose à deux chromosomes qu'il avait précédemment signalée avec Dangeard. Cette mitose présente les mêmes caractères dans toutes les espèces : la membrane nucléaire disparaît et le nucléole est abandonné à quelque

distance sur le côté ; deux chromosomes se forment et une ligne de substance achromatique apparaît. Cet axe achromatique est un fuseau, comme nous le verrons plus loin, mais Sappin-Trouffy est réservé sur sa signification. Chaque chromosome s'étire et se divise en deux ; les noyaux-filles, comme le noyau-mère, auront deux chromosomes.

Lors de la germination de la téleutospore « la première figure karyokinétique du noyau de fusion au lieu de présenter *quatre chromosomes*, comme ce serait le cas dans une division ordinaire, n'en présente que deux ; il y a donc dans cette division réduction de *moitié* du nombre des chromosomes du noyau sexuel. Les *deux* chromosomes sont moniliformes et placés à droite et à gauche d'un axe de substance amorphe qui sert d'axe à la division. Leur volume est *deux fois plus grand* que dans les noyaux végétatifs ; cependant la division n'en présente pas moins la même marche, les mêmes caractères.

« A peine cette division est-elle achevée que les noyaux de la première génération commencent une nouvelle bipartition. Ces noyaux ne passent donc pas à l'état de *repos* pour compléter par la nutrition leurs éléments ; la substance chromatique reste compacte et n'augmente pas de volume ; il n'y a pas de nucléole ni de membrane nucléaire. Il en résulte que les chromosomes sont *moitié plus petits* que ceux du noyau générateur. A part cela, la division n'offre rien de particulier. Les deux chromosomes se retrouvent dans les noyaux de la seconde génération avec *moitié moins* de substance chromatique.

« En résumé, le noyau sexuel subit deux bipartitions successives : la première est *réductionnelle* du nombre des chromosomes ; la seconde est à la fois *équationnelle* et *réductionnelle* de la substance chromatique, de telle sorte que les quatre noyaux de la seconde génération sont, par rapport au noyau sexuel, des *demi-noyaux*, c'est-à-dire des noyaux de *structure normale*. Ce sont ces noyaux, ainsi réduits, qui

passent dans les sporidies et qui deviennent le point de départ des noyaux des nouvelles plantes. »

Tels sont, d'après Sappin-Trouffy, les phénomènes qu'on observe dans le noyau des Urédinées au cours des deux sortes de divisions, divisions végétatives, divisions réductrices, qui prennent place dans le cycle évolutif complet.

Les observations de Sappin-Trouffy ont été confirmées par Maire (1902). Pour Poirault et Raciborski (1895) il n'y a qu'un seul chromosome dans le noyau des Urédinées. Au contraire Juel (1898), Holden et Harper (1903), Blackman (1904), Christman (1905), Olive (1908[1]), Hoffmann (1912), Arnauld (1913) croient à l'existence chez les Urédinées d'un nombre de chromosomes supérieur à deux. La plupart de ces auteurs ont étudié la division du noyau de fusion qui s'effectue à la germination de la téleutospore. Nous avons porté une attention spéciale à cette division ; nous lui avons reconnu les caractères particuliers d'une division réductrice. Ce sont les phénomènes dont le noyau de fusion est le siège au cours de la réduction chromatique que nous allons décrire ; avant de le faire il convient de savoir quel est le nombre haploïde de chromosomes de l'Urédinée qui va nous occuper, il convient d'étudier la mitose somatique. Au cours de cette étude nous verrons comment les chromosomes se comportent pendant la mitose somatique ; nous pourrons alors comparer les mitoses réductrices aux mitoses somatiques.

Notre étude a porté sur le genre *Coleosporium*. Ce genre est assez favorable aux recherches histologiques car chez les *Coleosporium* les noyaux sont relativement gros.

Division végétative.

Coleosporium Senecionis (Pers.) Fr. forme au printemps et en été à la face inférieure des feuilles de *Senecio* des fructifications orangées, des cæomas, qui constituent selon

nous, avec Poirault et Raciborski (1895), une seconde forme écidienne de *Coleosporium Senecionis*. La première forme s'établit sur *Pinus silvestris* et on la connaît sous le nom de *Peridermium Pini*.

Sappin-Trouffy a désigné les fructifications qui nous occupent sous le nom d'urédosores à cause de leur place dans le cycle évolutif. Nous avons dit ailleurs ce que nous en pensons : puisque les spores se forment en séries linéaires avec cellules intercalaires nous les considérons comme des écidiospores et nous les appellerons cæomaspores ou écidiospores de seconde formation pour les distinguer des écidiospores de première formation qu'on trouve sur le Pin. Ce sont des cæomaspores parce qu'elles se forment dans des cæomas c'est-à-dire dans des écidies dépourvues de pseudopéridium et ce sont des écidiospores de seconde formation parce qu'elles naissent sur un mycélium à cellules binucléées.

Les écidiospores de seconde formation, comme les écidiospores de première, sont produites en chaînes par le jeu de cellules basales ; celles-ci découpent à leur partie supérieure des cellules-mères d'écidiospores. Chaque cellule-mère se divise ensuite pour donner une écidiospore et une cellule intercalaire.

Nous avons étudié la division des noyaux : 1° dans les cellules basales avant la formation des cellules-mères des écidiospores, 2° dans les cellules-mères elles-mêmes. Ces deux divisions présentent les mêmes caractères, ce sont toutes deux des mitoses végétatives (1).

(1) L'étude de la seconde forme écidienne de *Coleosporium Senecionis* nous fournit l'occasion de rappeler ici que nous avons observé dans ces spores, comme dans celles d'autres Urédinées, et dans le mycélium sous-jacent de nombreux corpuscules métachromatiques (Moreau F. et Mme, 1913) et beaucoup de mitochondries (Mme Moreau, 1914[4]).

Les corpuscules métachromatiques présentent le caractère ordinaire. (Nous les avons mis en évidence par l'emploi du bleu polychrome suivi d'une régression au glycerinethermischung après fixation à l'alcool ou au

Les deux noyaux d'une cellule basale sont généralement placés côte à côte (Pl. XXIV, fig. 1, 2). Chacun d'eux est le plus souvent sphérique ; il comprend : un nucléole arrondi, presque toujours excentrique, entouré d'une auréole claire, un nucléoplasme finement réticulé limité par une membrane nucléaire nette, enfin un centrosome situé contre la face externe de la membrane nucléaire et dont nous avons signalé récemment l'existence chez les Urédinées en dehors des périodes de division nucléaire (M[me] Moreau, 1913[1]). Cet organe n'a guère été mentionné par les auteurs (Poirault et Raciborski, 1895 ; Juel, 1898 ; Holden et Harper, 1903 ; Blackman, 1904 ; Christman, 1907 ; Olive, 1908[1]) que pendant la division du noyau. Sappin-Trouffy (1896[2]) et Maire (1902) à aucun moment de la mitose n'ont vu de centrosome chez les Urédinées ; Maire considère même l'absence de centrosome chez les Urédinées comme un caractère de dégradation infligé à ces Champignons par le parasitisme. Le centrosome n'a été figuré qu'une fois, et avec doute, dans un noyau au repos par Olive (1908[1]) chez *Puccinia Cirsii lanceolati*. Nos observations nous permettent d'affirmer l'existence d'un centrosome chez les Urédinées en dehors des périodes de division du noyau.

Au moment de la division le réseau nucléaire se condense

picro-formol.) Dans le mycélium sous-écidien le chondriome est formé de quelques chondriocontes et d'un assez grand nombre de mitochondries très petites (Pl. XXVIII, fig. 11). Le chondriome des spores est presque exclusivement granuleux : les mitochondries, sensiblement toutes de même taille, sont de petites dimensions ; de très rares écidiospores renferment quelques chondriocontes courts, trapus, dont la longueur dépasse à peine deux fois la largeur (Pl. XXVIII, fig. 12 à 14).

Nous insistons sur le caractère surtout — et presque exclusivement — granuleux du chondriome des spores chez les Urédinées. Nous avons observé, en effet, que les téleutospores âgées de *Puccinia Malvacearum* et de *Phragmidium subcorticium* renferment un chondriome exclusivement formé de mitochondries. Toutes ces spores sont des organes de vie latente ; il est possible que le caractère granuleux du chondriome soit trouvé général dans tous les organes du même genre.

et se scinde directement en deux masses chromatiques allongées (Pl. XXIV, fig. 3). Ces deux masses, par un procédé de condensation graduelle continue, se transforment en *deux* chromosomes à contour lisse (Pl. XXIV, fig. 4).

Les deux noyaux de la cellule basale subissent en même temps la transformation prophasique que nous venons de décrire; ils se divisent simultanément ; c'est le phénomène de « division conjuguée ».

Pendant la prophase la membrane nucléaire disparaît et le centrosome se divise en deux. Chacun des centrosomes-fils va occuper l'extrémité d'un fuseau achromatique qui apparaît bientôt ; ce fuseau n'est autre que l' « axe de substance achromatique » de Sappin-Trouffy. C'est un fuseau typique, un fuseau aminci aux deux bouts et terminé par un centrosome à chaque extrémité.

Quand le fuseau apparaît, alors qu'il n'est encore qu'ébauché dans le cytoplasme, certains chromosomes paraissent clivés longitudinalement (Pl. XXIV, fig. 4) ; peut-être s'agit-il d'une division longitudinale précoce s'effectuant dès la fin de la prophase.

A la métaphase chacun des deux chromosomes, situés sur le fuseau et en son milieu, se dédouble, donne naissance, par une division longitudinale perpendiculaire à l'axe du fuseau, à deux chromosomes-fils (Pl. XXIV, fig. 5).

Un stade ultérieur montre quatre chromosomes se dirigeant deux par deux vers les centrosomes (Pl. XXIV, fig. 6 à 8).

Arrivée au pôle chaque paire contribue à la constitution d'un nouveau noyau (Pl. XXIV, fig. 9 à 11). Il y a transformation des chromosomes en réseau et les noyaux-fils ont exactement la même constitution que le noyau-père qui leur a donné naissance.

Le nucléole, rejeté dans le cytoplasme lors de la disparition de la membrane nucléaire, reste visible pendant toute la division. Il diminue de taille au fur et à mesure que la

division s'avance ; il devient de moins en moins colorable pendant l'anaphase ; il disparaît à la fin.

Des quatre noyaux produits par la division simultanée des deux noyaux de chaque cellule basale du cæoma les deux supérieurs deviennent les deux noyaux d'une cellule-mère d'écidiospore séparée à la partie supérieure de la cellule basale par un cloisonnement cellulaire qui suit presque immédiatement la division nucléaire, les deux inférieurs restent dans la cellule basale. Une nouvelle division de ces deux noyaux, suivie d'un nouveau cloisonnement cellulaire, donnera une nouvelle cellule-mère d'écidiospore et ainsi de suite (Pl. XXIV, fig. 17). Quant aux deux noyaux de chaque cellule-mère d'écidiospore ils se divisent une fois : deux des quatre noyaux produits deviennent les noyaux d'une écidiospore, les deux autres sont ceux d'une petite cellule, la cellule intercalaire, qui se découpe à la partie inférieure de la cellule-mère. La division simultanée des deux noyaux de la cellule-mère présente essentiellement les mêmes caractères que la division des noyaux de la cellule basale (Pl. XXIV, fig. 12 à 16).

La division karyokinétique dans les jeunes cæomas de *Coleosporium Senecionis*, la division somatique, est donc caractérisée par la *présence d'un fuseau, de deux centrosomes, de deux chromosomes* et par *l'absence de membrane nucléaire*. Ces caractères sont aussi ceux de la division somatique de *Phragmidium subcorticium* que nous avons décrite dans une Note antérieure (Mme Moreau, 1913²). Nous les avons retrouvés également chez *Puccinia Violæ* (Schum.) D. C., *Puccinia Buxi* D. C. (Pl. XXII, fig. 17) et *Endophyllum Euphorbiae* D. C. (Winter) var. *uninucleatum* (voir p. 87). *A la prophase il ne se forme pas de spirème ; le réseau nucléaire se transforme directement en deux chromosomes qui, dès la fin de la prophase ou au commencement de la métaphase, subissent une division longitudinale qui donne naissance à quatre chromosomes-fils.* La métaphase

est courte : au contraire l'anaphase dure longtemps, aussi ce stade est souvent rencontré.

Nos observations sur la division somatique du noyau des Urédinées confirment celles de Sapin-Trouffy relativement au nombre de chromosomes. Elles font connaître en outre l'existence d'un fuseau nucléaire bien caractérisé et d'une plaque équatoriale nette qui lui avaient échappé. Enfin un centrosome est décrit sur la membrane nucléaire pendant le repos.

Depuis Sappin-Trouffy et Maire la division somatique a été peu étudiée chez les Urédinées à cause de la difficulté qu'elle présente ; chez les Urédinées, en effet, les noyaux sont petits et les chromosomes aussi. Blackman (1904), qui l'a étudiée chez *Phragmidium violaceum* et *Gymnosporangium clavariaeforme*, considère la division nucléaire végétative d'une Urédinée comme un cas de division directe, comme un cas d'amitose. Dittschlag (1910) est du même avis. Pour Olive (1908[1]), chez *Triphragmium ulmariae*, le processus est un phénomène mitotique et non de la nature d'une amitose comme Blackman le prétend pour le *Phragmidium* ; quant au nombre de chromosomes il semble être de huit chez le *Triphragmium*. Dans quelques autres espèces un certain nombre d'auteurs croient comme Olive à une division indirecte mais la plupart ne se prononcent pas sur le nombre des chromosomes qu'ils tiennent pour supérieur à deux.

Si nous mettons à part Sappin-Trouffy et Maire nous nous trouvons donc en présence de deux opinions : Pour les uns la division somatique du noyau des Urédinées est une division directe, pour les autres c'est une division indirecte qui semble s'effectuer avec un nombre de chromosomes indéterminé, supérieur à deux. Ce désaccord s'explique facilement. En effet, si on a douté jusqu'ici de la nature de la division c'est qu'un fuseau net n'avait pas été trouvé. Si le nombre des chromosomes n'a pu être déterminé c'est que

la plaque équatoriale a manqué. La rareté des figures de métaphase que nous avons signalée plus haut explique pourquoi ce stade n'a pas été observé. Au contraire l'anaphase étant de longue durée des aspects d'anaphase sont souvent rencontrés ; tous les auteurs en ont figuré mais ils ont figuré et observé soit des anaphases plus ou moins avancées, soit des anaphases plus ou moins différenciées, d'où l'impossibilité de compter le nombre des chromosomes des espèces étudiées. Comme le nombre de chromosomes caractéristique d'une division nucléaire donnée est celui qu'on observe à la prophase et à la métaphase il paraît établi, d'après nos recherches, qu'il y a *deux* chromosomes dans le noyau végétatif de *Coleosporium Senecionis* et dans celui de *Phragmidium subcorticium*, de *Puccinia Violae*, de *Puccinia Buxi*, d'*Endophyllum Euphorbiae* var. *uninucleatum* comme nous l'avons indiqué.

Connaissant maintenant le nombre de chromosomes caractéristique de la mitose somatique de *Coleosporium Senecionis*, connaissant d'autre part les caractères de cette mitose nous pouvons étudier les mitoses réductrices.

Mitoses réductrices. — Réduction chromatique.

§ 1. — *Coleosporium Senecionis* (Pers.) Fr.

Coleosporium Senecionis que nous avons étudié forme ses téleutospores à l'automne à la face inférieure des feuilles de *Senecio vulgaris*. Elles se présentent sous la forme de cellules allongées, fortement pressées les unes contre les autres, donnant naissance à des sores compacts recouverts par l'épiderme de l'hôte. Leur développement a lieu du centre à la périphérie.

Chaque téleutospore, qui est unicellulaire, contient à l'état jeune deux noyaux (Pl. XXIV, fig. 18). Chacun d'eux possède une structure réticulée, un nucléole excentrique,

une membrane nucléaire nette et un centrosome (Pl. XXIV, fig. 24).

Quand la téleutospore vieillit les deux noyaux s'approchent l'un de l'autre, arrivent au contact (Pl. X, fig. 19) et se fusionnent : la membrane qui les sépare disparaît ; les deux nucléoles restent séparés pendant quelque temps (Pl. XXIV, fig. 25) puis se fondent en un seul (Pl. XXIV, fig. 26). Le noyau double qui résulte de cette fusion est de taille assez grande et occupe le centre de la téleutospore (Pl. XXIV, fig. 20). Ce sont les changements présentés par ce noyau au cours de la germination de la téleutospore qui vont nous intéresser (1). Cette germination a lieu sur place aussitôt la fusion nucléaire ; elle se traduit par la formation d'un promycélium interne d'abord bicellulaire (Pl. XXIV, fig. 21, 22) qui devient ensuite tétracellulaire (Pl. XXIV, fig. 23) ainsi que l'ont montré les travaux de Sappin-Trouffy (1896 [2]).

Noyau au repos.

Le noyau de fusion de *Coleosporium Senecionis* possède à l'état quiescent une structure réticulée (Pl. XXIV, fig. 26) ; le réseau est constitué de filaments chromatiques anastomosés. Le nucléole, sphérique ou elliptique, est entouré d'une zone claire et généralement placé contre la face interne d'une membrane nucléaire toujours fort nette. Un centrosome est visible sur la face externe de celle-ci.

Nous allons parcourir les différents stades que présente ce noyau pendant les deux divisions successives au cours desquelles s'effectue la réduction chromatique. A propos de chacun des stades nous comparerons quand il y aura lieu

(1) Le matériel qui a servi à faire cette étude nous a été aimablement communiqué par M. Arnaud chef de travaux à la station de Pathologie végétale de Paris. Les échantillons ont été fixés au picro-formol, colorés ensuite par l'hématoxyline au fer selon la méthode de Heidenhain.

les aspects que nous observerons à ceux qui ont été fournis aux auteurs par l'examen d'autres matériels, surtout plantes supérieures et animaux, les Champignons n'ayant donné lieu jusqu'ici qu'à des descriptions pour la plupart incomplètes. Nous serons aidée dans l'interprétation des figures que nous rencontrerons par les interprétations qu'ont déjà données d'aspects analogues quelques-uns des auteurs qui les ont observés.

Première mitose.

1. *Prophase.*

Le début de la prophase consiste dans la transformation du réseau en une structure filamenteuse (Pl. XXV, fig. 1) : les anastomoses s'effacent et les filaments chromatiques se dégagent de plus en plus ; ils sont entièrement colorables mais se montrent irrégulièrement épaissis et granuleux par endroits. Les granulations chromatiques apparentes ne sont que des portions plus renflées et plus chromatiques d'un filament ou bien des renflements nodaux véritables situés aux points de rencontre des divers filaments ou bien encore des coupes optiques de parties qui s'enfoncent dans la préparation et qui par conséquent paraissent plus épaisses et plus colorées que les autres.

La plupart des auteurs tiennent pour des corpuscules autonomes les portions plus épaisses et plus colorées qu'on observe ainsi dans certains noyaux ; les filaments seraient formés d'une bande lininienne mince supportant une rangée de granules.

D'après Grégoire et Wygaerts (1904) il y a peut-être à distinguer un substratum achromatique et une substance chromatique mais si cette distinction existe il faut admettre que la substance chromatique imprègne le substratum

achromatique et qu'elle ne forme pas de corpuscules autonomes qui seraient fixés sur le substratum.

En 1906 Grégoire admet l'existence de ces deux groupes de substances : « La genèse des apparentes granulations rapprochée des caractères morphologiques qu'elles présentent montre qu'elles résultent simplement d'un ramassement de plus en plus considérable de la substance chromatique *imprégnant* primitivement le réseau mais abandonnant ensuite certaines portions de la trame achromatique et s'accumulant en d'autres, de préférence aux points nodaux. Ce ne sont pas des granulations autonomes ; ce ne sont que des sortes de *gouttelettes* de substance chromatique, celle-ci ayant coulé sur le substratum de manière à se rassembler, fort irrégulièrement d'ailleurs, en certains endroits quelconques. »

Pour Allen (1905) et Strasburger (1905) les portions plus épaissies, plus colorées en général, seraient de nature lininienne mais elles inclueraient des corpuscules chromatiques.

D'après Strasburger ce qui établit l'autonomie des granulations apparentes c'est qu'on les voit au stade spirème se réunir les unes aux autres en groupes bien définis, alignés sur les rubans chromosomiques et constituant ce qu'on a appelé les « chromomères » ou « ides » de Weismann.

Nous ne croyons pas à l'existence de granulations autonomes dans le noyau de *Coleosporium Senecionis* ; les filaments que nous avons observés nous ont paru chromatiques dans toute leur étendue et les granules apparents que nous avons signalés ne sont, pensons-nous, que des portions plus épaisses et plus chromatiques de ces filaments, que des renflements échelonnés sur ces filaments.

a) *Noyau leptotène.* — On désigne sous le nom de *noyaux leptotènes* (von Winiwarter, 1900) chez les plantes et animaux supérieurs les noyaux à filaments chromatiques

minces résultant de la transformation du réseau nucléaire ; l'ensemble des filaments eux-mêmes a été désigné par Grégoire (1907) sous le nom de *leptonema*.

Chez *Coleosporium Senecionis* les filaments du leptonema sont en général assez minces et remplissent d'abord toute la cavité nucléaire (Pl. XXV, fig. 2, 3) mais bientôt ils manifestent une tendance à abandonner toute une zone de la sphère nucléaire et à se disposer en amas sur un côté du noyau ; cette disposition est caractéristique du *synapsis*. A ce moment certains filaments montrent une dualité nette : c'est le stade des *noyaux zygotènes* ou *zygonema*.

b) *Noyau zygotène*. — On voit des filaments minces rapprochés par paires (Pl. XXV, fig. 4, 5) : certains sont étroitement appliqués sur une grande longueur, montrant par endroits quelques écartements ; d'autres, d'abord rapprochés, s'écartent ensuite en des directions divergentes ; d'autres enfin sont entrelacés. C'est surtout dans les préparations où le rasoir n'a emporté qu'une mince calotte nucléaire qu'on peut observer facilement ces divers aspects.

Dans certains cas on trouve des filaments épais mêlés à des filaments minces, dans d'autres on n'observe que des filaments minces mais quelques-uns sont rapprochés par paires.

Il est évident qu'on ne peut pas voir dans ces aspects le résultat d'une division longitudinale, il faudrait pour cela rencontrer à un stade antérieur des filaments simples dont l'épaisseur serait double de celle d'un des filaments appariés et qui résulteraient de l'épaississement graduel des filaments minces primitifs, il faudrait observer cet épaississement. Tout cela n'a pas lieu. Nous pensons donc qu'il doit y avoir un accolement des filaments minces deux à deux donnant naissance aux filaments épais. Nous examinerons plus loin cette manière de voir.

Le stade des noyaux zygotènes, ou zygonema, est fort discuté chez les plantes supérieures. Un petit nombre d'auteurs nient son existence : c'est ainsi que Farmer et Digby (1910) disent avoir vainement recherché dans les Fougères des aspects démonstratifs de zygoténie. Au contraire, Grégoire, Berghs, Allen l'ont observée dans des plantes diverses.

Strasburger (1905 [1]) décrit ce stade d'une manière spéciale. Il fait dériver les filaments doubles des noyaux zygotènes de la conjugaison d'amas chromatiques appelés « gamosomes » provenant de la transformation du réseau nucléaire. D'après Strasburger les granules chromatiques abandonnent le réseau pour se distribuer en amas qu'il appelle gamosomes ; ces gamosomes se groupent par deux en amas doubles désignés sous le nom de « zygosomes ». Chaque zygosome devient le point de départ de la formation de deux filaments associés sur lesquels se répandent en ordre régulier les granules chromatiques des gamosomes. Les filaments minces ou « gamomites » sont ainsi associés par paires et forment des « zygomites ».

La conception des gamosomes a été adoptée par Overton (1905, 1909), Rosenberg (1907, 1909), Lundegardh (1909) mais avec certaines modifications. Ces auteurs observent dans le noyau quiescent des corps chromatiques, qu'ils appellent « prochromosomes », incorporés dans un réseau peu ou point colorable. Ces prochromosones sont souvent dès le début groupés deux par deux puis, à partir d'eux comme points centraux, le réseau nucléaire se transforme en des filaments chromatiques associés immédiatement deux par deux.

Maire, en 1905 [1], crut observer des formations analogues aux gamosomes de Strasburger chez un Champignon Ascomycète, le *Galactinia succosa*. Ces formations ont été désignées par Maire du nom de « protochromosomes ». En 1911 Guilliermond a interprété comme chromosomes ce

que Maire a appelé protochromosomes ; l'existence de protochromosomes n'est donc nullement démontrée chez le *Galactinia succosa* ; leur présence n'a d'ailleurs été affirmée chez aucun autre Champignon. Maire, en 1902, a bien signalé des protochromosomes chez les Basidiomycètes mais il est revenu depuis (1905 [2]) sur son interprétation.

En ce qui concerne le *Coleosporium Senecionis* que nous avons étudié nous pouvons affirmer qu'il n'y a ni gamosomes ni protochromosomes ; la zygoténie s'effectue entre filaments minces se dégageant directement du réseau nucléaire quiescent.

c) *Noyau pachytène*. — Au stade zygotène succède un stade pachytène caractérisé par la présence exclusive de filaments épais : c'est le « spirème épais » ou *pachynema* (Pl. XI, fig. 6). Une contraction manifeste de l'élément nucléinien indique que le noyau est encore en synapsis. On ne remarque plus l'arrangement parallèle des filaments deux à deux mais l'épaisseur de chaque filament est voisine de celle des parties doubles trouvées au stade précédent.

Pour Grégoire (1907) le spirème épais qu'on observe chez les plantes supérieures résulte de l'appariement des filaments du zygonema qui courent côte à côte assez étroitement, entrent en contact parfois intime mais demeurent toujours indépendants. A aucun moment pour Grégoire il ne se produit de fusion entre les filaments conjugués comme le croient Allen (1904, 1905), Rosenberg (1905), Strasburger (1905 [1]), Lagerberg (1906). D'après ces auteurs les deux filaments de chaque paire se fusionneraient l'un avec l'autre dans leur substratum lininien et dans leurs chromomères en un substratum lininien simple portant une rangée unique de disques chromatiques.

Farmer et Moore (1905) pensent que le spirème épais provient simplement d'un épaississement graduel des filaments minces du leptonema. Nous ne pouvons admettre cette opinion pour le *Coleosporium Senecionis* que nous

avons étudié. En effet, on rencontre côte à côte dans un même téleutosore tous les stades préspirématiques que nous avons décrits ; si le spirème épais provenait simplement d'un épaississement progressif de filaments minces on devrait trouver des noyaux dans lesquels l'épaisseur des filaments serait intermédiaire entre celle du leptonema et celle du pachynema, or cela n'est pas ; comme nous l'avons dit on passe brusquement des filaments minces aux filaments épais ; il n'y a donc pas d'épaississement graduel chez *Coleosporium Senecionis*. Le mélange de filaments minces et de filaments épais dans un même noyau, les dualités souvent constatées entre les filaments minces nous conduisent à penser à l'existence d'un accolement longitudinal des filaments appariés aboutissant aux filaments épais. Quant à la question de la fusion ou de la non-fusion des filaments conjugués nous ne pouvons la résoudre en ce moment ; le spirème épais nous paraît indivis mais nous verrons plus tard si ce n'est qu'une apparence ou si réellement une fusion a lieu. En tous les cas, chez *Coleosporium Senecionis* des disques chromatiques ne sont pas observés.

Le stade spirème épais dure longtemps ; les noyaux pachytènes sont souvent rencontrés mais si on examine successivement les divers noyaux pachytènes d'un même téleutosore on assiste au déroulement progressif du filament contracté (Pl. XXV, fig. 7, 8). Au cours de ce déroulement le spirème épais nous apparaît comme constitué de deux filaments étroitement rapprochés et tordus l'un sur l'autre (Pl. XXV, fig. 8, 9) ; nous admettons qu'il n'y a jamais eu fusion, que cette dualité n'a jamais cessé d'exister mais le contact des deux filaments est si intime pendant le ramassement synaptique qu'il est difficile d'observer les deux filaments conjugués.

d) *Noyau strepsitène.* — Au stade spirème épais fait suite le phénomène que la plupart des auteurs appellent « division longitudinale » et que nous appellerons avec Grégoire « dé-

doublement longitudinal ». Il est caractérisé par le fait que les filaments associés se disjoignent l'un de l'autre. Il amène la présence dans un même noyau de filaments épais indivis et de filaments minces associés par deux, généralement entrelacés et montrant souvent entre eux de grands écartements (Pl. XXV, fig. 9).

Quand le dédoublement longitudinal est complet tous les filaments sont associés par deux : c'est le stade des *noyaux strepsitènes* ou *strepsinema* (Pl. XXV, fig. 10).

Au cours de la prophase qui nous occupe on rencontre donc deux fois des filaments groupés par paires : une première fois entre le stade initial à filaments minces et le stade de spirème épais, au stade zygotène ; une deuxième fois après le spirème épais, au stade strepsitène. Les deux stades ne peuvent être confondus. En effet, les noyaux où se constatent les dualités du zygonema sont un peu plus petits que ceux qui montrent un spirème dédoublé, par suite les filaments du zygonema sont en général plus serrés dans la cavité nucléaire que le sont les filaments du strepsinema ; d'autre part les moitiés constitutives des tronçons spirématiques du strepsinema sont un peu plus épaisses que celles du zygonema parce qu'elles sont plus condensées.

Le stade des noyaux strepsitènes a été observé par tous les auteurs qui se sont occupés de réduction chromatique mais deux interprétations sont en présence relativement à l'origine des filaments associés.

Pour les uns, le dédoublement longitudinal est un réel clivage longitudinal, au même titre qu'une division longitudinale somatique quelconque. Pour les autres, les filaments associés qu'on observe lors du dédoublement longitudinal ne sont que la réapparition des filaments minces du zygonema.

Pour nous, chez *Coleosporium Senecionis* le clivage observé n'est pas un clivage réel ; il n'a pas la valeur d'un clivage somatique. Dans la cinèse somatique, lors de la

division longitudinale, la fente chromosomique est toujours petite et les deux moitiés restent parallèles. Ici, au contraire, des fentes très larges se produisent dans le filament spirématique et quand le clivage est achevé les deux moitiés montrent de grands écartements. Cette différence s'explique aisément si on considère la « division longitudinale » que nous étudions comme la réapparition de deux filaments primitivement accolés.

e) *Diacinèse*. — Ce sont les deux filaments entrelacés provenant du dédoublement longitudinal qui, en se condensant et en se raccourcissant, deviennent les branches composantes des chromosomes de la première cinèse (Pl. XXV, fig. 11 à 13). Au sortir du stade strepsinema ces chromosomes sont longs et ténus et leurs moitiés s'entrelacent pour se disposer dans le noyau ; par une condensation et un épaississement progressifs ils s'acheminent peu à peu vers la forme courte, dense et trapue qui les caractérise à la fin de la prophase (Pl. XXV, fig. 14 à 16) : c'est la disposition désignée par Hæcker sous le nom de stade de la *diacinèse*.

Dans un même téleutosore de *Coleosporium Senecionis* on peut suivre tous les stades de la condensation ; on ne cesse jamais de distinguer les deux branches provenant du dédoublement ; on les voit se raccourcir et s'épaissir graduellement jusqu'à aboutir à la forme définitive des chromosomes diacinétiques.

A la suite du dédoublement longitudinal strepsinématique certains auteurs décrivent chez les plantes et les animaux supérieurs une segmentation transversale du spirème qu'ils supposent continu. Pour Farmer et Moore et d'autres auteurs un nombre réduit de chromosomes apparaît ainsi ; ces chromosomes se contractent bientôt (stade de « seconde contraction », de second synapsis ou « télosynapsis ») et se courbent en anses. Peu à peu les anses rapprochent leurs branches et les mettent en position parallèle ou les entrelacent ; il en résulte une forme en V ou en

boucle pour chaque chromosome. Pendant ce temps la division longitudinale strepsinématique de chacune des branches s'oblitère.

Farmer et Moore admettent donc que les branches chromosomiques de la diacinèse sont des tronçons transversaux du spirème rapprochés l'un de l'autre, plus ou moins étroitement entrelacés.

A aucun moment, chez *Coleosporium Senecionis*, nous n'avons observé de seconde contraction. D'autre part, pendant toute l'étape de raccourcissement nous n'avons jamais cessé de distinguer les deux filaments longitudinaux entrelacés et nous les avons vus devenir directement les deux branches composantes des chromosomes de la diacinèse.

Dans le groupe des Champignons Fries (1911) chez *Nidularia pisiformis*, Levine (1913) chez plusieurs espèces de Bolets signalent comme nous un simple raccourcissement et une condensation progressive des anses spirématiques dédoublées pour aboutir aux chromosomes définitifs. Chez les Ascomycètes Fraser (1908), Guilliermond (1911) observent au contraire, dans *Humaria rutilans* et *Peziza catinus*, la formation de boucles qui rappellent les figures de Farmer et Moore. D'après eux, les chromosomes qui apparaissent à la prophase de la première mitose trouvent leur origine dans la formation, aux dépens des filaments du spirème épais, de boucles constituées par deux chromosomes soudés bout à bout ; chacune des boucles ainsi formées paraît représenter un chromosome bivalent. Chez *Coleosporium Senecionis* les deux branches des chromosomes définitifs de la diacinèse représentent pour nous des moitiés longitudinales du spirème épais et non des tronçons transversaux de ce spirème comme le soutiennent Farmer et Moore pour les êtres supérieurs, Guilliermond et Fraser pour les Ascomycètes.

Ce n'est qu'à un état avancé de la prophase, peu avant le stade d'achèvement chromosomique, qu'il nous a été possible de compter le nombre des chromosomes : chaque noyau de

Coleosporium Senecionis donne naissance à *deux chromosomes à deux branches* diversement disposées l'une par rapport à l'autre (Pl. XXV, fig. 14 à 16, et Pl. XXVI, fig. 1, 2). Nous ne pensons pas que le spirème soit continu au commencement de la prophase car dès le début nous avons observé quelques extrémités libres.

Les deux chromosomes sont généralement placés contre la face interne de la membrane nucléaire (Pl. XXV, fig. 14 et 15). Celle-ci disparaît, comme chez les Basidiomycètes, pendant le stade d'achèvement chromosomique. A ce moment on ne voit plus de nucléole. Quant au centrosome, il se divise en deux (Pl. XXV, fig. 15) ; chacun des centrosomes-fils ira occuper l'extrémité d'un fuseau achromatique qui apparaîtra bientôt.

Nous sommes parvenus à la fin de la longue évolution prophasique de la première cinèse. Les stades successifs sont les suivants :

a) filaments chromatiques minces (noyaux leptotènes),

b) filaments minces associés par deux (noyaux zygotènes),

c) filaments épais ou spirème épais (noyaux pachytènes),

d) dédoublement longitudinal du spirème épais (noyaux strepsitènes) ;

e) ce dédoublement longitudinal donne naissance à des figures caractéristiques à deux branches qui deviennent, par un épaississement et un raccourcissement progressifs, les chromosomes définitifs de la diacinèse.

Ce sont les deux filaments entrelacés provenant du dédoublement longitudinal qui dans chaque tronçon spirématique deviennent les deux branches composantes d'un chromosome définitif. Il ne se fait aucun repliement semblable à celui que décrivent, avec Farmer et Moore, un petit nombre d'auteurs ; il n'y a pas de second synapsis. Le seul synapsis que nous observions se manifeste durant les premiers stades de la prophase : stade leptotène, stade zygotène, stade pachytène.

Nous avons admis à titre d'hypothèse qu'au cours de ce synapsis, alors que nous observons des filaments minces parallèles deux à deux (noyaux zygotènes), un rapprochement intime des filaments minces appariés donne naissance au spirème épais. Que représentent ces filaments minces ?

Nous admettons, avec la plupart des zygoténistes, que chacun d'eux représente un chromosome somatique ; peut-être un chromosome somatique de l'un des deux noyaux qui se fusionnent s'associe-t-il avec un chromosome somatique de l'autre ; autrement dit il y a peut-être appariement de deux chromosomes venus respectivement de deux noyaux différents. Au moment du dédoublement longitudinal les deux chromosomes somatiques, en contact intime au stade pachytène, s'écartent l'un de l'autre, se raccourcissent et se condensent progressivement dans la suite, deviennent enfin les deux branches composantes de chacun des chromosomes définitifs de la diacinèse. Chaque chromosome définitif, chaque chromosome de la cinèse que nous étudions, se compose donc de deux chromosomes somatiques *longitudinalement associés*. Ce sont là les vues *parasynaptiques* de Grégoire. Dans cette hypothèse au moment de la fusion des deux noyaux haploïdes dans la téleutospore chacun d'eux apporte deux chromosomes ; les quatre chromosomes du noyau double s'associent par paires et ce sont les deux paires de chromosomes associés que nous observons à la fin de la prophase de la première cinèse.

Pour les partisans d'un repliement des filaments au stade ultime de la prophase, pour les « *telosynaptists* » (Farmer, 1912), le spirème épais prend naissance par le simple épaississement des filaments leptotènes. Ce spirème, que les auteurs tiennent généralement pour continu, est constitué de $2n$ chromosomes somatiques aboutés ; il se divise longitudinalement par un clivage authentique puis se segmente transversalement en n tronçons formés chacun de deux chromosomes aboutés. Chacun de ces tronçons se replie pendant un

stade dit de seconde contraction ; les deux chromosomes somatiques dont il est formé arrivent à être parallèles ou même à s'entrelacer et deviennent ainsi les deux branches constitutives d'un chromosome diacinétique ; dans chacune de ces branches la fente longitudinale s'oblitère plus ou moins. D'après cette hypothèse chacun des chromosomes définitifs de la première cinèse se compose donc de deux chromosomes somatiques *aboutés*.

2. *Métaphase*.

Quand le fuseau apparaît les deux chromosomes doubles, les deux « gemini » diacinétiques de la première cinèse du noyau de fusion de *Coleosporium Senecionis* ont acquis leur forme définitive. Chacun d'eux est constitué de deux branches parallèles, ou divergentes, ou croisées, ou entrelacées. Les deux branches paraissent parfois soudées à l'une de leurs extrémités mais nous ne saurions dire s'il y a réellement soudure ou simplement contact.

Le fuseau paraît être d'origine cytoplasmique car la membrane nucléaire a disparu depuis quelque temps déjà quand il apparaît. Des radiations polaires sont parfois visibles (Pl. XXVI, fig. 6). Deux fois nous avons observé à ce stade un reste de nucléole, un nucléole amoindri visiblement en voie de disparition (Pl. XXVI, fig. 6, 7).

Les deux chromosomes à deux branches se placent sur le fuseau et en son milieu (Pl. XXVI, fig. 3 à 9). Les deux branches de chaque chromosome sont superposées. Ce sont ces deux branches qui se séparent l'une de l'autre à la fin de la métaphase (Pl. XXVI, fig. 10) et constituent les chromosomes-fils I, les chromosomes-fils de la première cinèse. La première cinèse, en séparant les deux branches des chromosomes diacinétiques, sépare donc les moitiés du dédoublement longitudinal c'est-à-dire en réalité les deux chromosomes somatiques qui s'étaient associés au stade zygotène.

Les chromosomes-fils sont quelquefois de taillés inégales.

A partir du moment où les chromosomes-fils en marche vers les pôles cessent de se toucher la figure entre en anaphase.

3. *Anaphase.*

Dès le début de l'anaphase ou seulement à une anaphase plus ou moins avancée les chromosomes-fils I se divisent longitudinalement (Pl. XXVI, fig. 10 à 29). Cette division longitudinale est le plus souvent incomplète ; parfois cependant elle est complète, on peut alors compter huit masses — ou un nombre voisin de huit car les divisions ne sont pas toujours simultanées — associées deux par deux, disposées le long du fuseau. Les quatre chromosomes-fils I n'étant pas toujours de même taille il en résulte que les masses anaphasiques que nous observons sont parfois de tailles différentes. Quand la division longitudinale n'est pas complète les deux branches auxquelles elle donne naissance restent réunies l'une à l'autre par une de leurs extrémités formant ainsi des chromosomes en V généralement trapu.

Pour nous, comme pour Grégoire chez les plantes supérieures, et d'une manière générale pour les parasynaptistes, cette division longitudinale est tout à fait distincte du dédoublement longitudinal des filaments pachytènes. Pour les télosynaptistes au contraire la division longitudinale anaphasique n'est autre chose que la fente qui était apparue dans le spirème épais pour s'oblitérer ensuite durant les derniers stades de la prophase : c'est l'opinion de Farmer et Moore pour les plantes supérieures, de Guilliermond et Fraser pour les Ascomycètes.

Chez les plantes et animaux supérieurs un petit nombre d'auteurs décrivent, au lieu d'une division longitudinale, une division transversale de chacun des chromosomes-fils I durant leur ascension polaire. D'autres enfin ne mention-

nent au cours de cette étape aucun phénomène spécial. Nous ne nous y arrêterons pas.

Pendant l'anaphase il nous est arrivé de rencontrer des fuseaux présentant deux centrosomes à une de leurs extrémités, quelquefois aux deux (Pl. XXVI, fig. 14, 17, 24, 25). Ces centrosomes sont placés côte à côte dans un plan perpendiculaire à l'axe du fuseau. Nous pensons qu'il s'agit d'une division précoce des centrosomes en vue de la division nucléaire suivante.

4. *Télophase.*

Parvenus aux pôles du fuseau les chromosomes-fils de la première cinèse, longitudinalement bipartis, se montrent pressés l'un contre l'autre. A première vue chacun d'eux paraît indivis mais nous connaissons sa nature double qu'un examen attentif permet encore d'apercevoir. Dans certains cas deux chromosomes en V sont nettement distingués à chaque pôle, à l'un des pôles au moins (Pl. XXVI, fig. 31, 32); dans d'autres on observe les quatre masses provenant du dédoublement longitudinal anaphasique des deux chromosomes-fils : une vue par le pôle (Pl. XXVI, fig. 30) nous montre cet aspect.

Le fuseau persiste à ce stade sous la forme d'un axe achromatique allongé ; une ou deux branches de chromosomes, en retard sur les autres, sont parfois vues le long de cet axe fusorial (Pl. XXVI, fig. 31).

Nos fig. 33 à 35 (Pl. XXVI) montrent des aspects de télophase qu'on rencontre souvent et qui ont été figurés par beaucoup d'auteurs : on y voit deux masses piriformes ou en croissant à chacun des pôles. Ces aspects peuvent être attribués à deux causes : soit à une resoudure des deux branches longitudinales de chaque chromosome-fils, soit simplement à une mauvaise différenciation de la préparation. Nous croyons à une mauvaise différenciation car un

peu plus tard, lors de la reconstitution des deux noyaux-fils, les quatre masses anaphasiques que nous avons observées antérieurement à chaque pôle peuvent être encore rencontrées. C'est le cas du noyau supérieur de la fig. 1 (Pl. XXVII); l'autre noyau est à un stade de reconstitution plus avancée.

Si l'on met à part la longue évolution prophasique que nous avons décrite, la première division du noyau de fusion de la téleutospore de *Coleosporium Senecionis* est donc caractérisée par la présence d'un *nombre réduit de chromosomes à la plaque équatoriale, de deux chromosomes à deux branches qui donnent quatre chromosomes-fils divisés longitudinalement à l'anaphase* : ce sont les caractères d'une *mitose hétérotypique*. Elle se fait d'une manière identique à la première cinèse de maturation des plantes et animaux supérieurs telle que la décrivent la majorité des auteurs.

Elle se fait aussi d'une manière analogue à la première mitose du noyau secondaire de la baside des Basidiomycètes (Maire (1905), Fries (1911), Levine (1913), etc.) et de l'asque des Ascomycètes (Maire (1905), Guilliermond (1905, 1911), Fraser et ses collaborateurs (1908, 1910), etc.).

Chez les plantes supérieures et chez les animaux, chez les Basidiomycètes comme chez les Ascomycètes, la mitose hétérotypique est suivie d'une mitose homéotypique ; nous allons la retrouver chez notre Urédinée lors de la deuxième mitose promycéliale.

Entre les deux mitoses un court stade s'intercale pendant lequel les deux noyaux-fils de la première cinèse prennent une structure réticulée (Pl. XXVII, fig. 1 à 4). Au cours de cette réticulisation les deux chromosomes bivalents que chacun d'eux renferme cessent d'être reconnaissables. Une membrane nucléaire et un centrosome sont clairement visibles ; on observe parfois deux centrosomes placés sur la face externe de la membrane nucléaire (Pl. XXVII, fig. 4). Il n'y a jamais de nucléole ; celui-ci n'a pas le temps de se former car la seconde division suit la première de près. Les

deux noyaux-fils sont petits, beaucoup plus petits que le noyau-père qui leur a donné naissance ; quand ils se divisent leurs divisions sont presque simultanées.

Deuxième mitose.

Le début de la deuxième mitose se manifeste par la transformation du réseau en filaments minces (Pl. XXVII, fig. 5, 6). La membrane nucléaire disparaît ensuite. Un fuseau étroit et court, plus étroit et plus court que le fuseau de la première mitose, terminé à chacune de ses extrémités par un centrosome, apparaît de bonne heure. Sur ce fuseau et en son milieu la chromatine se ramasse en une sorte de peloton (Pl. XXVII, fig. 7, 8). Les filaments du peloton se raccourcissent en s'épaississant peu à peu, se condensent progressivement, puis se séparent en deux masses. Ces deux masses apparaissent doubles dès le début (Pl. XXVII, fig. 9). Ce sont deux chromosomes bivalents, ce sont les deux chromosomes bivalents de la seconde cinèse. A aucun moment de la contraction on ne constate de dédoublement longitudinal du spirème; les deux chromosomes sont doubles dès qu'ils apparaissent : ils sont formés parfois de deux branches distinctes intimement rapprochées ; le plus souvent ils affectent la forme de V à branches courtes, rapprochées et trapues, ou bien de V à branches écartées (Pl. XXVII, fig. 10 à 13).

Les deux branches de chaque V se séparent l'une de l'autre à la fin de la métaphase et constituent les quatre chromosomes-fils II, les quatre chromosomes-fils de la seconde cinèse (Pl. XXVII, fig. 14 à 16).

Un stade ultérieur montre ces chromosomes se dirigeant par paires vers les centrosomes. Pendant qu'il progresse vers le pôle chacun d'eux se recourbe légèrement en crochet à son extrémité la plus éloignée de l'équateur du fuseau (Pl. XXVII, fig. 17 à 19).

Au stade suivant on voit deux chromosomes à chaque pôle (Pl. XIII, fig. 20, 21) ; ce sont les deux chromosomes d'un nouveau noyau-fils qui se présente plus tard avec une structure réticulée comme le noyau-père qui lui a donné naissance.

La deuxième mitose qui se produit ainsi dans la téleutospore du *Coleosporium Senecionis* pendant sa germination aboutit à la formation de quatre noyaux qui sont les quatre noyaux du promycélium interne tétracellulaire. Un fait caractérise cette seconde mitose c'est que ni la prophase ni la métaphase ne comportent de division longitudinale. Presque tous les auteurs arrivent à cette conclusion pour la deuxième mitose des cinèses maturatives des plantes supérieures et des animaux et pour la deuxième mitose du noyau secondaire de la baside et de l'asque chez les Champignons. Un petit nombre décrivent une division longitudinale au cours de la seconde cinèse soit à la métaphase soit à l'anaphase ; nous nous croyons en droit d'affirmer que cette division longitudinale n'existe pas chez le *Coleosporium* que nous avons étudié.

La deuxième mitose promycéliale de *Coleosporium Senecionis* est essentiellement caractérisée par la *séparation pure et simple des deux branches de deux chromosomes doubles qui se montrent doubles dès qu'ils apparaissent.*

Nous avons vu en étudiant la première mitose que les chromosomes-fils auxquels elle donne naissance sont divisés longitudinalement quand ils parviennent aux pôles du fuseau ; les chromosomes-fils de la deuxième mitose étant dès le début constitués de leurs deux chromosomes-fils possèdent donc dès leur apparition une constitution identique à celle des chromosomes-fils de la cinèse hétérotypique. Nous pensons qu'il faut regarder la division longitudinale de la première anaphase comme préparant les chromosomes-fils de la seconde.

La seconde mitose recevant des chromosomes déjà divisés

en long pendant la mitose précédente ne fait que les dissocier en leurs moitiés constituantes : c'est une *mitose homéotypique.*

La réduction chromatique chez le *Coleosporium Senecionis* que nous avons étudié s'effectue donc suivant le *schéma hétérohoméotypique* tel que l'ont établi, à la suite de Flemming (1887), les recherches de Meves (1896) pour les animaux, celles de Guignard (1899), Grégoire (1899), Strasburger (1900) pour les végétaux.

Ce schéma est le plus généralement admis aujourd'hui par les botanistes et les zoologistes pour la réduction chromatique des plantes et animaux supérieurs. Maire (1905 [1]), Guilliermond (1905, 1911), Fraser et ses collaborateurs (1908, 1910) et un certain nombre d'autres auteurs l'admettent pour les Champignons Ascomycètes ; Maire (1905[2]), Fries (1911), Wager (1911), Kniep (1911), Levine (1913) pour les Basidiomycètes.

Pour tous ces auteurs la réduction effective du nombre des chromosomes se réalise à la métaphase de la première cinèse qui distribue aux deux pôles du fuseau des chromosomes somatiques complets; elle partage entre deux noyaux-fils les *2 n* chromosomes du noyau-père ; chaque noyau-fils reçoit donc *n* chromosomes. Dans le cas du *Coleosporium Senecionis* qui nous occupe elle partage les quatre chromosomes du noyau de fusion en deux groupes de deux chromosomes ; chaque noyau-fils reçoit deux chromosomes. Cette métaphase est donc *réductrice* en ce sens qu'elle effectue la réduction numérique des chromosomes. Il y a *préréduction* parce qu'il s'agit de la métaphase de la première cinèse. (*Préréduction* s'oppose à *postréduction*, terme employé pour désigner l'interprétation de certains auteurs qui attribuent le rôle réducteur effectif à la métaphase de la seconde cinèse).

La réduction effective de la métaphase de la première cinèse est préparée par une *pseudo-réduction prophasique* :

à la prophase de la première mitose, les $2n$ chromosomes somatiques se groupent deux par deux en n chromosomes bivalents, en n gemini qui sont dissociés à la fin de la métaphase.

La réduction s'opère donc en deux actes : une association prophasique des chromosomes somatiques deux à deux (pseudo-réduction), une dissociation métaphasique des gemini (réduction véritable).

Pour les animaux, les plantes supérieures et même les Champignons, les auteurs partisans d'une *préréduction hétérohoméotypique avec pseudo-réduction prophasique* ne s'entendent pas, comme nous l'avons vu, sur la manière dont s'effectue la pseudo-réduction prophasique; ils se séparent en deux grandes catégories d'après l'interprétation qu'ils adoptent concernant la genèse des gemini c'est-à-dire concernant le point de savoir comment se réalise la conjugaison ou « syndèse » (Hæcker, 1907) des chromosomes somatiques.

Pour les uns, chaque anse pachytène est constituée de deux chromosomes somatiques *aboutés* : c'est la conjugaison bout à bout ou *métasyndèse* de Hæcker (1907). Pour les autres, chaque anse pachytène est constituée de deux chromosomes somatiques *appariés suivant leur longueur* ; entre le stade leptotène et le stade pachytène s'est intercalée une étape importante, celle des noyaux zygotènes, pendant laquelle les $2n$ filaments minces, représentant chacun un chromosome somatique, s'associent deux par deux en se plaçant parallèlement l'un à l'autre et en s'entrelaçant plus ou moins : c'est la conjugaison parallèle ou *parasyndèse* de Hæcker (1907); c'est cette hypothèse que nous avons adoptée.

Les métasyndétistes sont pour la plupart des télosynaptistes; ils admettent en général qu'au stade strepsitène les anses métasyndétiques, après s'être divisées longitudinalement, se replient sur elles-mêmes, se recourbent (seconde

contraction), amenant la formation des deux branches diacinétiques ; pendant ce recourbement la fente observée précédemment s'oblitère. La métaphase de la première cinèse, en séparant les deux branches de chaque chromosome d'après le schéma hétérohoméotypique, sépare les deux chromosomes somatiques aboutés. La division longitudinale anaphasique des chromosomes-fils n'est autre chose que la fente qui était apparue dans le spirème épais pour s'oblitérer ensuite pendant les derniers stades de la prophase.

L'hypothèse d'un repliement métasyndétique suivi d'une préréduction a été proposée pour la première fois par Schaffner (1897) mais l'auteur n'admettait pas alors complètement le schéma hétérohoméotypique. C'est en 1903 que simultanément Farmer et Moore pour divers objets animaux et végétaux et Montgomery pour les Batraciens proposèrent complètement l'hypothèse d'un repliement métasyndétique subi par les anses prophasiques en l'unissant au schéma hétérohoméotypique parfait. Depuis lors cette interprétation a été adoptée par divers auteurs parmi lesquels Farmer et Moore (1905) pour divers animaux et végétaux, Gregory (1904) pour les Fougères, Mottier (1905, 1907, 1909) pour le pollen et le sac embryonnaire des Angiospermes, Lewis (1908) pour les Gymnospermes, Schaffner (1906, 1909) pour diverses plantes, Fraser (1908) et Guilliermond (1911) pour quelques Ascomycètes.

Les parasyndétistes sont des parasynaptistes ; pour eux il n'y a pas de stade de seconde contraction pendant lequel se produirait le repliement des anses chromosomiques ; quand les filaments pachytènes ont subi le dédoublement longitudinal les deux filaments constituants de chaque branche strepsinématique deviennent simplement en se raccourcissant les deux branches des gemini diacinétiques. La métaphase de la première cinèse, en séparant ces deux branches d'après le schéma hétérohoméotypique, sépare les moitiés du dédoublement longitudinal c'est-à-dire en réalité

les deux chromosomes somatiques qui s'étaient associés au stade zygotène. La division longitudinale anaphasique des chromosomes-fils, contrairement à la première interprétation, est tout à fait distincte du dédoublement longitudinal des anses pachytènes.

L'hypothèse d'un appariement parallèle de deux filaments minces a été proposée la première fois par von Winiwarter (1900) mais les études de l'auteur furent alors incomplètes. C'est en 1904 que Grégoire, Berghs et Allen pour les végétaux, Schreiner pour les animaux admirent la parasyndèse pseudoréductionnelle et en même temps la préréduction hétérohoméotypique. Depuis lors, chez les végétaux, cette interprétation a été confirmée par les auteurs précédents (Berghs, 1905[1, 2]; Grégoire, 1905, 1907; Allen, 1905[1, 2]) et adoptée par un grand nombre d'autres auteurs parmi lesquels Rosenberg (1905, 1907, 1908, 1909) et son élève Lundegardh (1909) pour plusieurs Phanérogames, Strasburger (1905, 1907, 1908, 1909) et ses élèves Miyake (1905) et Overton (1905, 1909) pour diverses plantes supérieures, Maire (1905[2]), Fries (1911), Levine (1913) pour quelques Basidiomycètes.

Certaines descriptions anciennes admettaient le schéma hétérohoméotypique, d'autre part elles rejetaient tout repliement métasyndétique car elles considéraient les deux branches diacinétiques comme représentant les deux moitiés du dédoublement longitudinal, seulement elles n'envisagèrent pas en détail la formation du spirème : ce sont celles de Sargant (1896, 1897), Guignard (1899), Grégoire (1899), Juel (1900), Strasburger (1900), Kœrnicke (1901), von Schniewind-Thies (1901), Ernst (1902) pour les végétaux.

Les observations que nous avons faites sur les phénomènes de la réduction chromatique de *Coleosporium Senecionis* nous conduisent à admettre l'hypothèse d'une *préréduction hétérohoméotypique* préparée par une *pseudo-réduction prophasique par parasyndèse.*

La marche des phénomènes peut se résumer ainsi :

A la prophase de la cinèse hétérotypique les quatre chromosomes somatiques du noyau de fusion s'unissent deux à deux et constituent ainsi deux chromosomes bivalents qui se placent à l'équateur du fuseau. A la métaphase ceux-ci sont dissociés en leurs chromosomes constitutifs et la cinèse hétérotypique sépare les quatre chromosomes somatiques en deux groupes de deux chromosomes dirigés respectivement vers les deux pôles du fuseau. A l'anaphase chacun des chromosomes somatiques de chaque groupe subit une division longitudinale, c'est-à-dire une division normale somatique, qui s'achève ensuite à la cinèse homéotypique par la séparation des moitiés ainsi produites.

Le schéma suivant indique les stades observés :

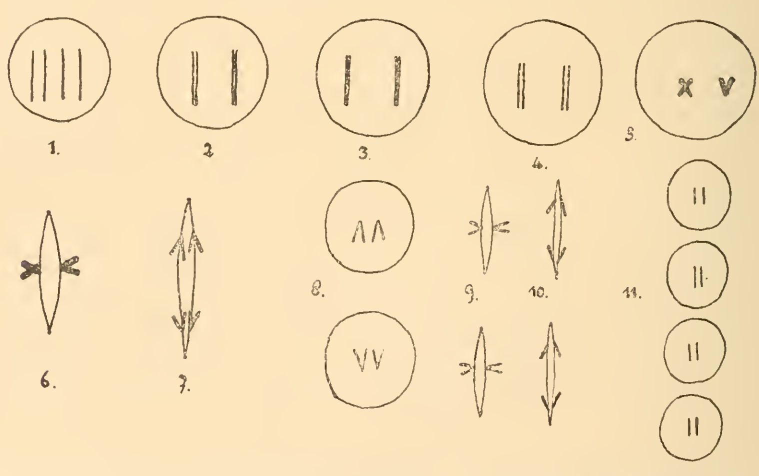


Schéma de la réduction chromatique chez *Coleosporium Senecionis*.

1. Noyau de fusion.
2. Noyau zygotène.
3. Noyau pachytène.
4. Noyau strepsitène.
5. Diacinèse.
6. Métaphase I.
7. Anaphase I.
8. Noyaux de première division.
9. Métaphase II.
10. Anaphase II.
11. Noyaux de seconde division.

La première cinèse effectue réellement la réduction d'un

nombre $2n$ de chromosomes à un nombre n ; elle est « euméiotique » ; la deuxième est équationnelle.

La première cinèse est vraiment distincte de toute autre cinèse : c'est une « hétérocinèse » (Grégoire, 1910) ; la deuxième au contraire répond essentiellement aux caractères d'une mitose somatique mais avec ceci de particulier qu'elle est liée étroitement à la cinèse hétérotypique qui effectue la division longitudinale somatique.

Un premier caractère qui différencie la cinèse hétérotypique de la cinèse somatique c'est la succession des stades de la prophase hétérotypique ; la cinèse somatique ne montre pas de noyaux leptotènes, pachytènes, strepsitènes, la prophase somatique comporte simplement une transformation directe du réseau nucléaire en bâtonnets qui n'ont qu'à se raccourcir pour devenir les chromosomes.

Un deuxième caractère différentiel est la divison longitudinale anaphasique des chromosomes-fils de la mitose hétérotypique. Cette division rend inutile la production d'une division longitudinale au début de la deuxième mitose. La deuxième mitose reçoit des chromosomes déjà divisés en long pendant la cinèse précédente ; elle ne fait que répartir entre les deux pôles les moitiés chromosomiques résultant de la division longitudinale anaphasique des chromosomes-fils de la première cinèse.

Certains auteurs pensent que si la réduction chromatique comporte deux mitoses c'est dans le but de réaliser une division *quantitative* de la chromatine grâce à la succession rapide des deux divisions. Nous pensons avec Boveri (1904) et Grégoire (1910) que les chromosomes sont doués d'une « capacité spécifique d'accroissement », et que la réduction quantitative de la chromatine s'effectue en même temps que la réduction numérique des chromosomes. La réduction quantitative de la chromatine à la moitié de la valeur normale est obtenue par le fait même que chacun des quatre noyaux du promycélium ne reçoit que le nombre haploïdique de chromosomes.

De l'étude que nous venons de faire de la réduction chromatique chez *Coleosporium Senecionis* il résulte que cette réduction s'effectue suivant les mêmes processus que ceux observés chez les plantes supérieures et chez les animaux. Mais alors que chez les plantes supérieures la réduction chromatique a seulement lieu lors de la formation des grains de pollen ou des cellules-mères du sac embryonnaire, chez *Coleosporium Senecionis* elle a lieu aussitôt la fécondation. Ce caractère de précocité que nous observons chez *Coleosporium Senecionis* se retrouve chez les organismes inférieurs ; il paraît général chez les êtres primitifs.

§ 2. — *Coleosporium Melampyri* (Rebent.) Klebahn et *Coleosporium Sonchi* (Pers.) Lév.

Les observations que nous avons faites des phénomènes de réduction chromatique chez *Coleosporium Senecionis* ont été pleinement confirmées par l'étude de deux autres *Coleosporium*, *C. Melampyri* et *C. Sonchi* (1).

Le noyau de fusion de *Coleosporium Melampyri* possède à l'état quiescent la même structure réticulée que celle que nous avons observée chez *Coleosporium Senecionis*. Là encore le nucléole, sphérique ou elliptique, est le plus souvent excentrique. La membrane nucléaire est nette et un centrosome est visible sur la membrane nucléaire et à l'extérieur (Pl. XXVII, fig. 23).

Quand le noyau va entrer en division le réseau se transforme en un ensemble de filaments longs et minces (*noyau leptotène*) (Pl. XXVII, fig. 24 à 26). Bientôt ces filaments se

(1) Ces deux *Coleosporium* nous ont été aimablement communiqués par M. Maige, professeur à la Faculté des sciences de Poitiers, qui les a empruntés à la collection de Sappin-Trouffy.

Les échantillons, qui avaient été fixés à l'alcool ont été traités selon la méthode de Heidenhain.

montrent associés par deux (*noyau zygotène*) (Pl. XXVII, fig. 27) et à ce stade fait place un spirème épais (*noyau pachytène*) ramassé sur un côté du noyau (Pl. XXVII, fig. 28). Cette contraction manifeste est caractéristique du synapsis.

Faute de matériel convenable nous n'avons pu suivre l'évolution ultérieure de la prophase chez *Coleosporium Melampyri* mais les stades suivants ont pu nous être fournis par *Coleosporium Sonchi*.

Au stade pachytène le noyau de *Coleosporium Sonchi* présente l'aspect de la fig. 1 (Pl. XXVIII) ; lespirème épais se déroule en même temps qu'il se dédouble longitudinalement.

Les fig. 2 et 3 (Pl. XXVIII) nous représentent des noyaux coupés à filaments dédoublés (*noyaux strepsitènes*). L'une d'elles (fig. 3) montre un nucléole vacuolisé ; nous avons plusieurs fois observé cet aspect, c'est peut-être par une vacuolisation que le nucléole disparaît. Les filaments dédoublés sont les filaments chromosomiques ; par un épaississement et un raccourcissement progressifs ils deviennent les chromosomes à deux branches de la *diacinèse*. On observe *deux chromosomes* à deux branches comme chez *Coleosporium Senecionis*. A ce stade la membrane nucléaire disparaît ; quant au centrosome il se divise en deux (Pl. XXVIII, fig. 4).

Un fuseau apparaît ; les deux chromosomes doubles se placent en son milieu et constituent la « plaque équatoriale » (Pl. XXVIII, fig. 5). A ce moment il n'y a plus de nucléole.

Les deux branches de chaque chromosome se séparant ensuite la figure entre en « anaphase » et à ce stade on aperçoit sur le fuseau de part et d'autre de l'équateur deux masses chromatiques en marche vers chacun des pôles : ce sont les chromosomes-fils de la première cinèse. Ces deux masses sont souvent doubles car un commencement de division longitudinale des chromosomes-fils se produit géné-

ralement dès le début de l'anaphase (Pl. XXVIII, fig. 6 à 9). Comme nous le savons cette division longitudinale prépare les chromosomes-fils de la seconde cinèse ; celle-ci effectuera la séparation complète des deux moitiés longitudinales de chaque chromosome.

Notre fig. 10 (Pl. XXVIII) représente l'aspect le plus général du commencement de la « télophase » de la première mitose. A ce stade on observe un axe achromatique allongé terminé à chacune de ses extrémités par un centrosome lequel est entouré de deux masses piriformes. Les deux chromosomes sont tellement pressés l'un contre l'autre à chaque pôle qu'il est bien difficile d'apercevoir les deux branches qui constituent chacun d'eux ; elles doivent exister néanmoins et on devra les retrouver lors de la deuxième mitose.

Nous n'avons pas étudié cette seconde mitose mais nous avons de bonnes raisons de croire qu'elle se passe comme chez *Coleosporium Senecionis* ; la première mitose étant hétérotypique la deuxième doit être homéotypique.

Chez *Coleosporium Melampyri* nous avons retrouvé la pseudo-réduction prophasique par parasyndèse que nous avions observée chez *Coleosporium Senecionis* ; nous avons vu d'autre part que la première cinèse de *Coleosporium Sonchi* est réductionnelle comme la première cinèse de *Coleosporium Senecionis*, nous sommes donc en droit de conclure que la réduction chromatique dans le genre *Coleosporium* s'effectue suivant le schéma hétérohoméotypique, d'une manière plus précise suivant le schéma d'une *préréduction hétérohoméotypique* préparée par une *pseudo-réduction prophasique par parasyndèse* ou *zygoténie*.

Conclusions relatives à la réduction chromatique chez les Urédinées.

Les deux divisions promycéliales du noyau de fusion de *Coleosporium Senecionis* ont été étudiées avant nous par Arnaud (1913). Les mitoses observées par cet auteur sont « identiques à celles décrites par Maire (1902) pour les Eu-Basidiomycètes » et par Blackman (1904) pour *Gymnosporangium clavariæforme* (voir plus loin, p. 248). Seulement, d'après Maire (1902), il y aurait deux chromosomes chez les Eu-Basidiomycètes et la formation des chromosomes serait précédée de la formation d'un plus grand nombre de corps chromatiques qui seraient des protochromosomes. Arnaud est porté à considérer comme vrais chromosomes certains protochromosomes de Maire et il ajoute : « A un certain stade ces protochromosomes présentent chez *Coleosporium Senecionis* une forme assez bien définie en accent circonflexe tandis que ce qui correspond aux chromosomes de Maire a en général une forme irrégulière comme l'indique Maire lui-même ». Arnaud ne semble pas avoir eu connaissance d'une Note ultérieure de Maire (1905[2]) dans laquelle Maire abandonne sa première interprétation des protochromosomes : Maire, en 1905, reconnaît le caractère hétérotypique de la première mitose du noyau secondaire de la baside et il en conclut que les éléments chromatiques, les protochromosomes, qu'il a observés en 1902 avaient été pris à tort par lui pour des corps précédant la formation des chromosomes et rapportés à tort à la fin de la prophase. Maire les considère maintenant comme représentant les moitiés longitudinales des chromosomes-fils de la première cinèse, autrement dit comme représentant les chromosomes-fils de la seconde. Nous interprétons de même les corps en accent circonflexe décrits par Arnaud chez *Coleosporium Senecionis*.

Coleosporium Sonchi a été étudié par Sappin-Trouffy (1896 [2]). Nous connaissons les résultats généraux de cet auteur que nous avons rapportés dans une des pages qui précèdent. Ils sont surtout relatifs à *Coleosporium Sonchi* et à *Gymnosporangium clavariæforme* que Sappin-Trouffy a également étudié. Sappin-Trouffy croit à l'existence d'un nombre réduit de chromosomes égal à deux. Maire a confirmé cette opinion en 1902. Des figures qu'il observe au cours des deux divisions successives du noyau de fusion pendant la germination de la téleutospore Sappin-Trouffy conclut que la réduction chromatique a lieu à ce stade. Il signale le fait, qu'il a le mérite d'indiquer le premier, mais il ne décrit pas le phénomène ; on ne s'en étonnera pas si on considère que Sappin-Trouffy a écrit son Mémoire en 1896 c'est-à-dire à une époque où les questions de réduction chromatique étaient peu étudiées.

Holden et Harper, en 1903, ont donné des mitoses réductrices de *Coleosporium Sonchi* une description plus complète que celle de Sappin-Trouffy. En particulier la prophase de la première mitose est mieux étudiée. Les auteurs signalent un synapsis au cours de cette prophase. Ils voient un spirème épais qu'ils expliquent par un épaississement et un raccourcissement de filaments minces. A un stade ultérieur ils observent une division longitudinale du spirème épais ; les moitiés longitudinales sont les futurs chromosomes-fils de la première cinèse. Il est probable, pensent Holden et Harper, que le spirème épais se segmente transversalement pour donner les chromosomes-pères de la première cinèse.

Holden et Harper observent un fuseau net avec centrosomes et radiations polaires. D'après eux, les chromosomes de forme irrégulière sont groupés sur le fuseau à l'anaphase, leur nombre ne peut être compté avec certitude, toutefois il semble y avoir de six à dix chromosomes. Les auteurs ne signalent rien de particulier pendant l'anaphase.

La deuxième mitose suit presque immédiatement la première. Les figures mitotiques sont plus petites que lors de la première division et par conséquent beaucoup plus difficiles à observer. Holden et Harper disent avoir pu voir cependant que les stades de cette division sont essentiellement les mêmes que dans la division du noyau de fusion.

Les auteurs ne tirent aucune conclusion relativement au phénomène de réduction chromatique.

Comme nous le voyons, cette description comporte une lacune importante : il n'y est pas fait mention de la division longitudinale anaphasique des chromosomes-fils I qui entraîne une deuxième mitose particulière ne ressemblant pas à la première. C'est à cette lacune qu'il convient d'attribuer l'erreur d'interprétation d'Holden et Harper relativement au nombre de chromosomes caractéristique de la première mitose. La fig. 19 des auteurs doit représenter non une plaque équatoriale comme ils le croient mais une anaphase dont les quatre chromosomes-fils sont de tailles inégales et se montrent longitudinalement bipartis. Le stade de la plaque équatoriale a dû leur échapper.

En ce qui concerne la prophase nous ne sommes pas de l'avis d'Holden et Harper sur le mode de formation du spirème épais ; nous pensons qu'il résulte de l'accolement de deux filaments minces. Entre les fig. 15 et 16 des auteurs il y a un hiatus ; on passe brusquement de filaments minces à des filaments épais ; un stade doit s'intercaler entre les deux mais Holden et Harper ne l'ont pas observé.

La description de la seconde mitose nous paraît erronée.

Nous ne nous arrêterons pas à un travail ancien de Poirault et Raciborski (1895) qui a trait à la division du noyau secondaire de *Coleosporium Euphrasiæ*, voisin de *Coleosporium Melampyri* que nous avons étudié, pas plus qu'à celui de Juel (1898) qui a étudié *Coleosporium Campanulae*. Disons seulement que Poirault et Raciborski croient à l'existence d'un chromosome unique dans le noyau haploïde ;

lors de la division du noyau de fusion de la téleutospore le cordon chromatique se contracte et se rassemble en deux chromosomes toruleux assez longs ; les auteurs supposent que les chromosomes se divisent longitudinalement mais ils ne l'affirment pas.

Juel tient pour vraisemblable l'existence d'un grand nombre de chromosomes au cours de la division du noyau de copulation de *Coleosporium Campanulæ*. Il est le premier à supposer que « l'axe de substance achromatique » décrit par Sappin-Trouffy est un fuseau ; il observe un corps en bâton ou en forme de fuseau à chaque pôle duquel se forment des fibres rayonnantes dont la partie centrale est peut-être un centrosome.

Blackman en 1904 a repris l'étude des divisions du noyau de fusion de *Gymnosporangium clavariæforme* que Sappin-Trouffy avait précédemment observées. Blackman signale un spirème épais qui se segmente en un certain nombre de chromosomes allongés ; ceux-ci sont si étroitement unis qu'il est difficile de les compter ; Blackman estime qu'il y en a au moins dix.

Le fuseau est formé dans le cytoplasme entre deux centrosomes qui proviennent de la division d'un seul observé antérieurement. Ce fuseau, d'abord assez court, s'allonge progressivement et le stade où il a atteint sa longueur maximum semble correspondre pour Blackman à la métaphase car c'est ce stade qu'il rencontre le plus fréquemment « but no distinct equatorial plate is ever formed ». A ce stade les chromosomes occupent habituellement les deux tiers de la longueur du fuseau ; ils apparaissent fusionnés partiellement ensemble mais quelques bouts libres ou la présence de masses irrégulières de chromatine témoignent de leur existence.

Nous n'avons pas étudié le *Gymnosporangium clavariæforme* mais nous pensons que la plupart des aspects que Blackman considère comme des aspects de métaphase sont

en réalité des aspects d'anaphase où les chromosomes-fils de la première cinèse ont déjà subi la division longitudinale que nous avons signalée dans le genre *Coleosporium*. Quant aux deux masses piriformes que Blackman observe à chaque pôle à la fin de l'anaphase il est probable que ces masses sont doubles ; chacune d'elles doit être un chromosome longitudinalement biparti dont une différenciation incomplète ne permet pas d'apercevoir la structure intime. Nous-même avons observé maintes fois le même aspect dans les *Coleosporium* sur des préparations insuffisamment décolorées. Blackman suppose que ces deux masses représentent deux masses chromatiques dérivées respectivement des deux noyaux qui se sont fusionnés dans la téleutospore.

A la deuxième division il y a encore un fuseau net mais d'après Blackman la chromatine forme simplement un réseau qui plus tard se sépare en deux portions. Nous pensons que Blackman n'a pas observé tous les stades de la seconde division et qu'en particulier la métaphase lui a échappé. Quelques-unes de ses figures (fig. 36 et 38a d'une part, 41 et 41a d'autre part) rappellent celles que nous avons observées chez *Coleosporium Senecionis* au début et à la fin de la mitose homéotypique ; entre ces deux stades il s'en intercale d'autres, notamment un stade de métaphase avec chromosomes nets et que Blackman n'a pas vu chez *Gymnosporangium clavariæforme*. Il doit exister comme il existe chez *Coleosporium Senecionis* mais la métaphase étant un stade relativement court on s'explique que l'auteur ne l'ait pas rencontré.

Nous avons vu précédemment que Blackman considère les mitoses végétatives des Urédinées comme des cas d'amitoses, de divisions directes. Il estime au contraire que la première mitose promycéliale est une forme typique de mitose avec formation de chromosomes bien que « the absence of any regular equatorial plate, the fact that no splitting can be observed and the early fusion of the chro-

mosomes suggest that perhaps even here the process may be reduced from a halving of definite chromatin elements to the more or less direct separation of chromatin material as a whole ».

Dans la deuxième division, bien que la structure du fuseau soit parfaitement typique, la chromatine, dit Blackman ,ne forme pas de chromosomes distincts ; elle forme simplement un réseau qui se sépare ultérieurement en deux portions. « If this second method of division be still further reduced so that the chromatin instead of forming a network forms a solid mass and the spindle is represented only by a fine thread-like structure, we have the ordinary method of division characteristic of the nuclei, whether single or paired, of the cells other than those of the promycelium ».

Il ressort de l'étude que nous avons faite que dans le genre *Coleosporium* les cinèses végétatives aussi bien que les cinèses réductrices sont des formes de mitoses bien caractérisées.

D'autre part nous pensons qu'on doive rejeter d'une manière définitive l'opinion des auteurs qui croient à l'existence chez les *Coleosporium* d'un nombre de chromosomes supérieur à deux. De nouvelles recherches s'imposent pour le *Gymnosporangium clavariæforme* mais l'étude critique que nous avons faite des figures de Blackman nous oblige à croire que tout doit se passer dans le genre *Gymnosporangium* comme dans le genre *Coleosporium*. L'erreur de Blackman, comme celle de Juel, de Holden et Harper, relativement au nombre des chromosomes provient de ce qu'ils n'ont pas observé le stade de la plaque équatoriale et surtout de ce que le caractère hétérotypique de la première mitose promycéliale leur a échappé.

La métaphase est courte ; les phénomènes se précipitent à ce moment et il est difficile de les suivre. Au contraire l'anaphase est longue ; c'est ce stade qui est le plus souvent

rencontré, aussi est-il abondamment représenté par tous les auteurs, mais à l'anaphase les auteurs ont compté non pas des chromosomes mais des branches de chromosomes ou des masses chromatiques provenant de leur division. C'est ainsi que les anaphases de première division où les quatre chromosomes-fils se divisent longitudinalement ont laissé croire à l'existence d'un grand nombre de chromosomes et comme les divisions longitudinales ne sont pas toujours simultanées on s'explique le désaccord qui règne entre les auteurs relativement au nombre de ces chromosomes.

Nos recherches sur le genre *Coleosporium* établissent indiscutablement la présence de *deux chromosomes* dans le noyau végétatif du groupe de Champignons que nous avons étudié. Elles montrent d'autre part que la réduction chromatique dans ce groupe s'effectue immédiatement après la karyogamie comme l'avait indiqué Sappin-Trouffy et elles donnent tous les détails de cette réduction chromatique qui s'effectue suivant le schéma de la *préréduction hétérohoméotypique avec pseudo-réduction prophasique par parasyndèse.* C'est un exemple de plus de ce schéma si généralement réalisé chez les êtres supérieurs.

TROISIÈME PARTIE

LA QUESTION DES SPERMATIES ET L'ÉVOLUTION DE LA SEXUALITÉ CHEZ LES URÉDINÉES

Nous avons étudié dans les deux parties qui précèdent les diverses interprétations de la sexualité actuelle des Urédinées. Nous avons rejeté la théorie qui considère le phénomène de duplication des noyaux comme le phénomène essentiel de la fécondation ; pour nous, le phénomène de la fusion des noyaux qui termine le tronçon binucléé est le phénomène capital de la reproduction sexuelle.

Cette forme de la fécondation, à savoir la fusion de deux noyaux réunis depuis plusieurs générations dans une même enveloppe cellulaire, ne paraît pas originelle bien qu'on la rencontre chez des êtres peu évolués ; elle a dû être précédée chez les Urédinées par une forme plus primitive de la sexualité que nos connaissances actuelles ne permettent pas de reconstituer aisément. Cependant il est chez les Urédinées des organes qui, après avoir été considérés comme des organes sexuels effectivement fonctionnels, sont aujourd'hui considérés par plusieurs auteurs comme des organes désuets témoins d'une sexualité archaïque aujourd'hui disparue : ce sont les spermaties.

Meyen (1841) émit le premier l'idée que les spermogonies des Urédinées, connues depuis Unger (1833), représentaient peut-être l'appareil du sexe masculin chez ces

Champignons. Tulasne (1851) reconnut l'analogie de ces organes et des spermogonies des Lichens et étendit aux corpuscules produits par les spermogonies des Urédinées le nom de spermaties usité pour désigner les éléments produits par les spermogonies des Lichens. Il pensait que les spermaties jouent le rôle d'éléments mâles dans la reproduction. De Bary (1866) discutant cette manière de voir considéra la sexualité des spermaties comme fort douteuse.

Aujourd'hui personne ne croit plus à une fonction actuelle des spermaties chez les Urédinées ; mais alors que certains auteurs, tels que Brefeld (1889), Van Tieghem (1891), Sappin-Trouffy (1896[2]), Maire (1902), Christman (1907), Dangeard (1903[3]), les considèrent comme des conidies, d'autres, avec Blackman (1904), Dittschlag (1910), von Kurssanow (1910), Maire (1911), Fromme (1912), y voient des vestiges d'organes mâles. Les faits sur lesquels se fonde cette dernière manière de voir sont relatifs d'une part à la structure des spermaties, d'autre part à la structure des écides, enfin aux rapports entre ces deux sortes de fructifications.

Les spermaties, par leur structure, peuvent être aisément comparées à des gamètes mâles. Elles sont formées en grand nombre ; chacune d'elles est de petite taille et possède un gros noyau dans un protoplasme peu abondant et dépourvu de réserves nutritives. Elles ne germent généralement pas ; quand elles le font c'est avec difficulté et elles ne fournissent que des ébauches de germination. Par leur couleur, par leur odeur, par les substances sucrées que produisent les conceptacles où elles naissent elles paraissent susceptibles d'être recherchées par les insectes et ces propriétés, qui leur ont valu les noms d'entomospores, d'osmospores, de stigmatospores, plaident en faveur du rôle d'organes mâles qui leur a été pendant longtemps attribué.

Pourtant pendant longtemps on ne connut aucun appareil susceptible d'être fécondé par elles. On soupçon-

nait les écidies de renfermer les gamètes femelles car les spermogonies et les écidies s'accompagnent souvent, se forment sur les mêmes plantes hospitalières et naissent souvent à la même époque mais la démonstration complète de rapports sexuels entre spermogonies et écidies exigeait la connaissance précise de la structure des écidies et en particulier du développement des jeunes écides.

Les recherches récentes ont conduit plusieurs auteurs à croire non à une fécondation effective actuelle des écidies ou des organes qu'elles renferment par les spermaties mais à une fécondation disparue dont on s'est efforcé de retrouver les vestiges.

Blackman (1904), étudiant le développement de l'écidie de *Phragmidium violaceum*, a montré que les jeunes écides présentent au-dessus d'un stroma mycélien à cellules uninucléées des filaments dressés formés d'une cellule supérieure uninucléée stérile et d'une cellule inférieure fertile également uninucléée ; c'est la structure que nous avons retrouvée chez le *Phragmidium subcorticium*. Pour Blackman la cellule fertile représente une oosphère, la cellule stérile un trichogyne analogue à celui des Floridées. Dans cette conception les spermaties représentent des gamètes mâles qui fécondaient les oosphères par l'intermédiaire des trichogynes. Les cellules stériles ont été retrouvées depuis par divers auteurs (Christman, 1905 ; Olive, 1908 [1] ; von Kurssanow, 1910 ; Dittschlag, 1910 ; Fromme, 1912 ; Mme Moreau, 1914 [3]) dont plusieurs acceptent l'interprétation de Blackman et croient à une sexualité ancienne des Urédinées comportant des spermaties et des trichogynes. Cette sexualité devenue désuète a été remplacée par les phénomènes actuels de duplications de noyaux et de fusions nucléaires que l'on connaît.

Structure des spermaties, rapports de voisinage des spermogonies et des écidies, présence d'organes sexuels anciennement fonctionnels dans les écidies, tels sont les

divers arguments invoqués en faveur de la nature sexuelle des spermaties.

Ces arguments sont de valeur inégale.

La structure des spermaties plaide autant en faveur de leur nature sexuelle qu'en faveur d'un rôle de dissémination par voie asexuelle. Cependant on doit reconnaître que, par les ébauches de germination qu'elles sont susceptibles de fournir, par leur ressemblance avec les conidies nées dans des pycnides chez les Ascomycètes, elles peuvent être interprétées comme des conidies. Il convient d'ajouter que les gamètes mâles sont parfois capables de développement, que la ressemblance des spermogonies et des pycnides peut être due à un phénomène de convergence, enfin que les spermaties se montrant par leur faible faculté de germination incapables de remplir d'une manière effective le rôle de spores asexuelles pleinement fonctionnelles on peut avec autant de raison leur attribuer le rôle de gamètes.

D'autre part il n'est pas douteux que des rapports étroits existent entre spermogonies et écidies. Cet argument ne saurait pourtant forcer la conviction et prouver d'une manière irréfutable un dimorphisme sexuel car des rapports aussi étroits existent souvent entre urédosores et téleutosores, entre ces fructifications et les spermogonies sans qu'on songe à voir dans ces cas l'indice d'un pareil dimorphisme. D'ailleurs la coexistence des écidies et des spermogonies n'est pas toujours réalisée, elle ne l'est jamais dans les espèces dépourvues de l'une ou de l'autre de ces deux fructifications.

Enfin l'interprétation de Blackman des cellules stériles comme trichogynes tire toute sa valeur d'une comparaison des Urédinées avec les Floridées et nous avons dit combien nous paraissent mal fondés les arguments en faveur d'une parenté des Urédinées et de ces Algues. La nature sexuelle des spermaties ne nous paraît donc avoir reçu de Blackman aucune confirmation et les meilleurs arguments en sa faveur restent ceux empruntés à leur structure.

De l'étude critique que nous venons de faire des arguments en faveur d'une nature sexuelle des spermaties il résulte que nous nous trouvons en présence de deux opinions presque également soutenables : ou bien ce sont des spores asexuelles et alors elles ne jouent pratiquement aucun rôle, ou bien ce sont des vestiges de gamètes mâles et jusqu'ici aucune tentative pour retrouver les vestiges des gamètes femelles correspondants n'a donné pleine satisfaction. C'est la découverte d'organes sexuels femelles vestigiels qui seule, dans l'état actuel de nos connaissances, nous paraît capable de forcer l'opinion en faveur de la nature sexuelle des spermaties.

C'est dans les écidies que ces organes vestigiels paraissent devoir être recherchés et nous voulons proposer ici une nouvelle interprétation des cellules stériles des auteurs en leur attribuant, à titre d'hypothèse, la valeur de gamètes femelles vestigiels homologues des spermaties.

Nous avons vu, en étudiant le développement des sores écidiens, qu'on trouve chez les formes ayant conservé des caractères anciens (cæomas et quelques écides vraies) des vestiges d'un appareil producteur de cellules en chaînes que nous avons désigné du nom de préécide (Mme Moreau, 1914[3]). Ces vestiges étant de mieux en mieux conservés à mesure qu'on s'adresse pour les étudier à des formes de moins en moins évoluées nous supposons que la production des écides a été précédée dans la phylogénie des Urédinées, comme elle l'est dans leur ontogénie, par la formation de préécides productrices de cellules ayant un rôle dans la reproduction. Nous nous demandons si les préécidies ne représentent pas les équivalents femelles des spermogonies et si elles ne produisaient pas les gamètes femelles que fécondaient autrefois les cellules aux caractères de gamètes mâles que sont les spermaties.

Nous avons vu, en étudiant le développement du cæoma de *Phragmidium subcorticium*, quels sont les caractères

actuels des préécides dans un cas où elles sont particulièrement bien développées.

Comme une écidie, une préécidie renferme des cellules disposées en chaînes ; celles-ci sont produites par le jeu de cellules basales qui sont précisément les mêmes cellules basales qui plus tard donneront naissance aux cellules-mères des écidiospores. Par la manière dont elles naissent les cellules de la préécide sont donc comparables aux cellules-mères des écidiospores et nous les interpréterons volontiers comme des spores dont la production précède celle des écidiospores. La différence avec les spores écidiennes réside dans ce fait que, nées avant la duplication des noyaux des cellules basales, elles sont uninucléées comme les jeunes cellules basales elles-mêmes.

L'écide est donc précédée par un appareil de fructification qui affecte la forme d'un sore dit *préécide* dans lequel prennent naissance des sortes de spores dites *préécidiospores*.

Les préécidiospores ne sont pas autre chose que les cellules stériles, les « buffer cells », les prétendus trichogynes découverts par Blackman et retrouvés depuis par de nombreux auteurs ; dans la plupart des cas une ou deux cellules stériles sont produites mais parfois il s'en fait un plus grand nombre comme nous l'avons indiqué dans un des chapitres qui précèdent. Pour nous, les cellules stériles ne sont ni des cellules-tampons, ni des trichogynes, elles sont comparables à des spores produites en chaînes dans un sore.

Ces spores sont incapables de développement : leur noyau dégénère et elles-mêmes disparaissent ; on n'en trouve généralement pas trace ultérieurement dans l'écidie ; à ce point de vue elles sont comparables aux spermaties et, comme elles, elles sont sans descendance. Nous nous demandons donc si les spermaties et les préécidiospores ne représentent pas respectivement des gamètes mâles et des

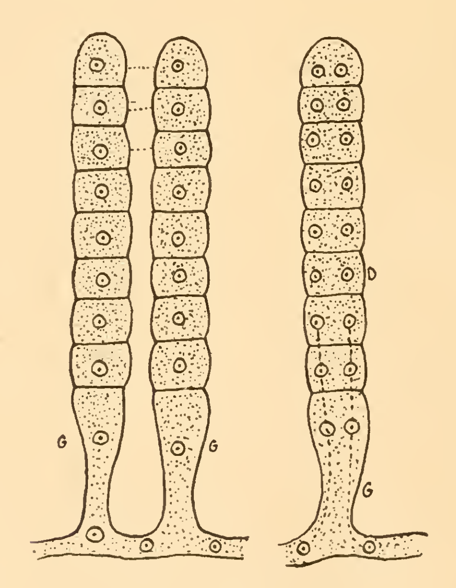
gamètes femelles, autrefois fonctionnels, aujourd'hui désuets.

Tout ce qu'on a dit sur les rapports topographiques des spermogonies et des écidies est valable pour les spermogonies et nos préécidies ; tous les arguments invoqués par les auteurs depuis Meyen (1841) pour établir que la spermogonie et l'écidie représentent l'un l'organe mâle, l'autre l'organe femelle, s'appliquent à la spermogonie et à la préécidie. Nous serions donc disposée à croire que les préécidies représentent une forme de fructifications homologue des spermogonies et que leurs spores, les cellules stériles ou préécidiospores, sont en réalité des gamètes que fécondaient les spermaties autrefois fonctionnelles. Comme les spermaties ces éléments naissent dans des sores où ils sont produits en files par le fonctionnement de cellules basales allongées ; comme les spermaties ils sont uninucléés. Ils s'en distinguent par une taille plus grande, un protoplasme plus riche, un noyau plus réduit, différences qui sont précisément celles qui séparent les gamètes mâles des gamètes femelles. Comparées aux spermaties les préécidiospores peuvent donc en représenter aisément les homologues femelles. Comme les spermaties elles se présentent aujourd'hui sous forme de cellules qui dégénèrent, forme qu'on peut attribuer à leur caractère de gamètes ayant cessé d'être fonctionnels.

Nous trouvons un appui à notre hypothèse dans le fait que les cellules stériles se détachent parfois des cellules allongées qui leur ont donné naissance comme l'a observé von Kurssanow (1910). Avant de disparaître les cellules stériles de *Puccinia peckiana* se détachent des cellules basales, tombent et gisent quelque temps dans l'intervalle qui sépare l'épiderme des jeunes cellules basales.

La sexualité actuelle des Urédinées nous paraît donc avoir été précédée d'une sexualité antérieure caractérisée par la fusion de deux cellules, une cellule mâle et une

cellule femelle ; nous devons nous demander quels sont les rapports que présente ce dernier mode de la sexualité avec les modes plus généralement réalisés chez les autres Champignons. Il nous paraît acceptable de voir avec Dangeard dans les Urédinées et dans tous les Champignons supérieurs des descendants des Champignons inférieurs où la reproduction sexuelle se faisait par la fusion de deux gamétanges. Dangeard a introduit dans nos idées sur la sexualité des Champignons la notion de la transformation des gamétanges en organes qu'il désigne du nom de gamétophores ; il illustre cette manière de voir (Dangeard, 1903 [3]) par un croquis schématique où il montre deux gamétophores théoriques produisant chacun des cellules uninucléées.



(D'après Dangeard, 1903 [3]).

Théoriquement puisque chacun d'eux représente le résultat de la transformation d'un gamétange des fusions devraient se produire entre les articles de ces gamétophores

et entre leurs noyaux. Schématiquement Dangeard imagine que les noyaux en files, séparés dans ces deux gamétophores, se sont réunis sans se confondre dans un gamétophore unique d'où la formation de cellules binucléées.

Les Urédinées nous paraissent offrir précisément la réalisation fidèle de ce schéma théorique. Les deux gamétophores uninucléés sont respectivement les cellules basales des spermaties et les cellules basales des préécidiospores ; des fusions ont dû se faire autrefois entre les cellules produites, préécidiospores et spermaties ; aujourd'hui la fusion de deux gamétophores voisins, de deux gamétophores femelles, assure la formation de chaînes de cellules binucléées.

La fécondation qui se faisait autrefois entre noyaux appartenant à des gamétanges différents a été remplacée par une fusion de noyaux appartenant à des gamétophores dont l'ensemble représente un gamétange disparu. Tous les noyaux des gamétophores étant homologues et chacun représentant un noyau sexuel situé autrefois dans un gamétange la fécondation s'est faite par l'union de deux quelconques d'entre ces noyaux, soit qu'ils appartiennent aux cellules terminales des gamétophores, soit que l'un d'eux appartienne à l'avant-dernière cellule du même gamétophore ou d'un gamétophore voisin. Une fusion s'est donc produite entre les cellules terminales de deux chaînes parallèles ou entre une cellule terminale et une cellule sous-jacente. Il est vraisemblable qu'une fusion de noyaux suivait autrefois immédiatement cette fusion cellulaire mais, par un de ces phénomènes de retard dans la fusion des noyaux dont les Champignons offrent de nombreux exemples, la karyogamie a été reportée dans la téleutospore, séparée du phénomène précurseur de la fusion de cellules par une série de générations de cellules binucléées.

Nous comprenons donc l'évolution de la sexualité chez les Urédinées de la façon suivante :

Les ancêtres des Urédinées devaient posséder des gamé-

tanges comme les Champignons inférieurs, mélangeant leurs protoplasmes, fusionnant leurs noyaux. De même que l'évolution de la sexualité s'est faite chez les Ascomycètes par la transformation des gamétanges en gamétophores, de même chez les ancêtres des Urédinées les gamétanges respectivement mâles et femelles se sont transformés, les premiers en gamétophores mâles ou spermogonies, les seconds en gamétophores femelles ou préécides. Ces gamétophores des Urédinées présentent un intérêt spécial : ils produisent effectivement des gamètes individualisés (spermaties, préécidiospores) non fonctionnels il est vrai mais qui sont les vestiges d'un état de choses ancien où la reproduction sexuelle se faisait par l'union de gamètes produits par des gamétophores issus de la transformation de gamétanges. Ce procédé n'a pas persisté, les gamètes ont cessé d'être fonctionnels et ce sont les cellules qui les produisaient ou même les cellules basales des gamétophores qui, en s'unissant, ont assuré la reproduction sexuelle. Une fusion nucléaire suivait de près la fusion cellulaire, elle a été retardée et reportée dans la téleutospore. Entre la fusion cellulaire et la fusion nucléaire s'est intercalé dans le cycle du développement un tronçon binucléé plus ou moins long.

La reproduction sexuelle des Urédinées nous paraît donc avoir franchi, à partir de leurs ancêtres à gamétanges, les trois étapes suivantes : une gamétangie, une mérogamie, une autogamie.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Nous avons défini un acte sexuel complet la série des phénomènes qui, amenant deux noyaux dans un même protoplasme, les unit dans un noyau double que la réduction chromatique ramène ultérieurement à un état haploïde.

Chez les Urédinées la duplication des noyaux se fait généralement par cytogamie; trois ordres de phénomènes constituent donc les phénomènes sexuels chez ces Champignons :

1° des phénomènes de cytogamie,
2° — de karyogamie,
3° — de réduction chromatique.

Ce sont ces trois ordres de phénomènes que nous avons étudiés. Nous résumons ici leurs caractères essentiels.

1° *Cytogamie et duplication de noyaux.*

Nous avons accordé une attention particulière à la structure régulièrement binucléée que présentent la plupart des Urédinées pendant une période étendue de leur développement ; elle constitue une condition spéciale que nous croyons en rapport avec les caractères très particuliers que revêtent les phénomènes sexuels chez ces Champignons, aussi nous sommes-nous attachée à rechercher l'origine du tronçon binucléé chez plusieurs espèces.

En général elle coïncide avec la production des fructifications : elle se fait à la base des écidies quand les écidies existent, à la base d'autres sores quand les écidies font défaut.

Le *Phragmidium subcorticium* nous a servi de type pour l'étude de l'origine de la condition binucléée dans les formes à cæomas ; on sait qu'on désigne ainsi une forme simple d'écidies sans pseudo-péridium.

Le cæoma de première formation du *Phragmidium subcorticium* se développe de la façon suivante : il se forme immédiatement sous l'épiderme de la plante hospitalière un tissu d'hyphes aux cellules uninucléées dont les plus superficielles s'allongent et fonctionnent comme des cellules basales ; elles découpent en files à leur extrémité supérieure de petites cellules dont les plus anciennes sont repoussées par les plus récemment formées. L'activité de ces cellules basales est suspendue par des phénomènes de cytogamie qui se produisent le plus souvent entre deux cellules basales contiguës mais parfois entre une cellule basale et une cellule sous-jacente. Grâce à cette cytogamie chaque cellule basale devient binucléée. A cette modification de structure de la cellule basale correspondent des différences entre les cellules qu'elle détache avant et après la cytogamie. Les premières sont uninucléées, formées en petit nombre ; leur protoplasme s'appauvrit, leur noyau dégénère, elles-mêmes disparaissent ; les secondes sont des cellules vigoureuses, nombreuses, binucléées ; ce sont les cellules-mères des écidiospores, chacune donne naissance à une cellule intercalaire et à une écidiospore, toutes deux binucléées. Nous avons donné au cæoma jeune, avant la cytogamie, le nom de *préécide ;* les cellules formées par lui, qui correspondent aux cellules stériles, « buffer-cells », trichogynes des auteurs, sont des *préécidiospores.*

L'étude du développement d'une écidie typique, pourvue d'un pseudo-péridium, a été faite sur le *Puccinia Violæ.*

L'écidie de *Puccinia Violæ* se développe essentiellement de la même façon que le cæoma de *Phragmidium subcorticium :* dans les deux cas il y a formation de cellules basales uninucléées capables de produire des cellules stériles uni-

nucléées et, après duplication de leurs noyaux par des phénomènes de cytogamie, capables de produire des cellules-mères d'écidiospores binucléées. Des différences séparent cependant les deux développements et nous les considérons comme l'indication du caractère évolué des écidies vraies par rapport aux cæomas. C'est d'abord la naissance profonde des cellules basales de l'écidie non directement sous l'épiderme mais sous une couche épaisse d'hyphes stériles ; c'est ensuite l'irrégularité dans la production des cellules stériles dont l'existence est inconstante et dont les caractères diffèrent parfois de ceux des préécidiospores du cæoma de *Phragmidium subcorticium* ; enfin c'est la spécialisation chez *Puccinia Violæ* des files d'écidiospores les plus externes et des spores les premières formées dans chacune des files centrales et leur transformation en cellules particulières constituant le péridium. Malgré ces différences qui marquent le caractère plus évolué des écidies par rapport aux cæomas le phénomène le plus important pour le développement ultérieur de l'Urédinée reste le même : un phénomène de cytogamie assure dans les deux cas la duplication des noyaux.

C'est encore le même phénomène que nous avons rencontré chez trois formes incomplètes, dépourvues d'écidies, trois micro-formes, où la duplication des noyaux a lieu, en l'absence de sore écidien, à la base du téleutosore. Chez *Puccinia Malvacearum* et chez *Puccinia Buxi* une courte chaîne de cellules binucléées surmonte la cellule double qui résulte d'une cytogamie et se termine bientôt par une téleutospore. Chez *Uromyces Ficariæ*, des cytogamies assurent encore la structure binucléée des cellules qui produisent les téleutospores mais ici un intervalle plus grand sépare la cytogamie de la production des téleutospores, on croirait que le phénomène de cytogamie tend à se dégager de celui de la production d'un appareil fructifère.

D'ailleurs si la rencontre des cytogamies à la base d'un sore est une chose fréquente il ne paraît pas y avoir un

lien nécessaire entre les deux phénomènes : duplication des noyaux et naissance d'un sore. C'est ainsi que chez une autre micro-forme, *Uromyces Scillarum*, la duplication des noyaux se fait d'une manière précoce, à un endroit encore indéterminé du développement et par des voies qui nous sont encore inconnues mais sans rapport immédiat avec la production des téleutosores. Les téleutosores en effet naissent sur un mycélium végétatif qui est binucléé. *Uromyces Scillarum* réalise donc un type de développement des micro-formes comportant un appareil végétatif formé de cellules binucléées, différent par conséquent du type de développement de *Puccinia Malvacearum*, *Puccinia Buxi* et *Uromyces Ficariæ*, trois micro-formes dont l'appareil végétatif est formé par un mycélium uninucléé.

Le fait qu'il n'y a pas de rapport nécessaire entre la production d'un sore, même écidien, et le phénomène de la duplication de noyaux est particulièrement illustré par l'étude que nous avons faite du développement de l'écidie d'un *Endophyllum*, *Endophyllum Euphorbiæ* (D. C.) Winter var. *uninucleatum*.

Dans ce genre *Endophyllum* — que caractérisent des traits spéciaux puisque les mêmes spores y sont des écidiospores par leur origine et des téleutospores par leur destinée, dont plusieurs espèces ont offert aux histologistes qui en ont fait l'étude des particularités remarquables — nous avons décrit une forme aux caractères véritablement aberrants puisqu'elle constitue le seul exemple connu jusqu'ici d'une forme écidienne qui, à aucun moment de son histoire, ne renferme de cellules binucléées. Elle paraît identique par ses caractères extérieurs à l'*Endophyllum Euphorbiæ* étudié par Sappin-Trouffy dont nous avons vérifié le caractère binucléé des écidiospores ; elle s'en distingue essentiellement par la condition uninucléée de toutes ses cellules.

L'origine de cette structure uninucléée réside dans l'absence de cytogamie à la base de l'écide. Le développe-

ment de cette écide n'est pas profondément différent de celui de l'écide du *Puccinia Violæ*. Notons cependant que les cellules basales de notre *Endophyllum* naissent un peu plus profondément dans la feuille d'Euphorbe que celles du *Puccinia Violæ* dans la feuille de *Viola* ; elles sont surmontées non seulement par l'épiderme et par une couche d'hyphes stériles mais encore par une couche de cellules sous-épidermiques ; remarquons encore que les cellules stériles qui se formaient d'une façon irrégulière chez le *Puccinia Violæ* ne se montrent jamais dans notre *Endophyllum uninucleatum*. Quant au pseudo-péridium, il naît comme chez le *Puccinia Violæ* et se montre aussi différencié que dans cette espèce.

Ces caractères de l'écidie de notre *Endophyllum* aux cellules uninucléées nous font considérer que cette forme est une forme dérivée en dépit de son cycle évolutif court et de sa structure nucléaire simple. Elle dérive d'*Endophyllum* à écidies normales et marque dans la série des *Endophyllum* le terme de la régression du tronçon binucléé dont on suit la disparition depuis les formes normales — par l'intermédiaire des formes où une dégénérescence de noyaux ramène les cellules de la structure binucléée à la structure uninucléée — jusqu'à notre forme écidienne où la condition uninucléée se poursuit depuis le mycélium sous-écidien jusqu'aux écidiospores mûres.

Considérant alors comme très évoluée l'écidie dont nous venons de parcourir le développement et comparant ses caractères à ceux de l'écidie et du cæoma précédemment étudiés nous pouvons établir de la façon suivante les grandes lignes de l'évolution des écidies :

Les sores écidiens actuels ont dû être précédés dans la phylogénie des Urédinées, comme ils le sont dans l'ontogénie des formes que nous considérons comme archaïques, par des sores aux cellules uninucléées, dits préécides, producteurs de spores, dites préécidiospores, aujourd'hui dé-

suètes, et que nous avons considérées comme les équivalents femelles des spermaties dont elles recevaient autrefois la fécondation. Cette forme ancienne de la sexualité ayant disparu la fusion des gamètes et de leurs noyaux a été remplacée par une cytogamie à la base d'un sore et par une karyogamie dans la téleutospore.

Les cæomas nous paraissent être les moins évolués des appareils écidiens actuels, les préécidiospores y sont encore quelquefois bien représentées ; elles ne se font plus qu'avec irrégularité dans certaines écidies plus évoluées que les cæomas ; elles ne se font plus du tout chez les formes les plus évoluées.

En même temps que nous voyons disparaître la production des préécidiospores dans la série des formes jalonnée par *Phragmidium subcorticium*, *Puccinia Violæ, Endophyllum uninucleatum* nous assistons à l'enfoncement du sore écidien d'abord dans la profondeur d'un tissu d'hyphes stériles sous-épidermiques. s'enfonçant sous une couche sous-épidermique dans les formes les plus récentes. Enfin nous voyons se former une enveloppe du sore écidien sous la forme d'un pseudo-péridium qui manque aux formes inférieures et apparaît dans les formes les plus évoluées. Telles sont les diverses transformations qui nous conduisent des cæomas archaïques aux plus récentes des écidies typiques.

2° *Karyogamie.*

Le tronçon binucléé que nous avons vu s'établir en général par un phénomène de cytogamie à la base d'un sore se termine dans la téleutospore par la karyogamie. C'est un des traits les plus singuliers de la cytologie des Urédinées, et qui se retrouve chez les autres Champignons, que cette fusion de noyaux qui vient unir en un noyau diploïde deux noyaux dont les ancêtres étaient depuis longtemps rapprochés dans la même cellule. Son

existence paraît être générale dans les téleutospores, elle ne fait défaut que dans des spores fonctionnant comme téleutospores chez quelques *Endophyllum.* De nombreux auteurs l'ont constatée depuis Dangeard et Sappin-Trouffy, nous-même l'avons rencontrée dans des Urédinées diverses : *Puccinia Buxi*, *Puccinia Malvacearum*, *Uromyces Ficariæ*, *Uromyces Scillarum*, *Phragmidium subcorticium*, *Coleosporium Senecionis*, *Coleosporium Melampyri*, *Coleosporium Sonchi*, etc. Comme elle n'a donné lieu de notre part à aucune observation particulière nous n'insisterons pas sur elle dans ce résumé quelle que soit l'importance qu'elle tienne dans le développement des Urédinées et nous abordons l'exposé de nos observations sur l'acte final du processus sexuel, la réduction chromatique.

3° *Réduction chromatique.*

Nous avons étudié la réduction chromatique dans trois espèces du genre *Coleosporium* : *C. Senecionis*, *C. Melampyri* et *C. Sonchi.* Elle a lieu à la germination de la téleutospore lors des deux divisions promycéliales du noyau de fusion.

Une étude des divisions réductrices nécessitait la connaissance préalable des caractères essentiels de la division végétative. Nous avons observé cette dernière dans la seconde forme écidienne de *Coleosporium Senecionis* ainsi que chez *Puccinia Violæ*, *Puccinia Buxi*, *Phragmidium subcorticium* et *Endophyllum Euphorbiæ.* C'est une *mitose typique*, une mitose à *deux chromosomes*, avec *fuseau net* et *centrosomes bien visibles.* Il y a disparition précoce de la membrane nucléaire mais le nucléole persiste pendant presque toute la durée de la division. A la prophase il ne se forme pas de spirème, la chromatine se condense directement en deux chromosomes. Ces deux chromosomes *se di-*

visent longitudinalement soit dès la fin de la prophase, soit au commencement de la métaphase ; ils donnent quatre chromosomes-fils qui se dirigent par paires vers les deux pôles du fuseau et contribuent à la formation de deux noyaux-fils.

Lors des mitoses réductrices les aspects observés diffèrent. Nous avons fait l'étude détaillée de ces mitoses dans la téleutospore en germination de *Coleosporium Senecionis.*

Le noyau de fusion possède à l'état quiescent une structure réticulée. Quand il se divise la structure réticulée fait place à une structure filamenteuse à filaments minces (*noyau leptotène*). A un stade ultérieur, pendant le synapsis, les filaments minces se montrent appariés (*noyau zygotène*) ; il en résulte un spirème épais (*noyau pachytène*). Ce spirème épais se dédouble longitudinalement (*noyau strepsitène*) quand le synapsis prend fin. Les deux moitiés du dédoublement longitudinal, par un épaississement et un raccourcissement progressifs, deviennent les deux branches de figures caractéristiques qu'on observe à la fin de la prophase, de figures à deux branches qui sont les chromosomes définitifs de la première cinèse (stade de *diacinèse*).

Deux chromosomes à deux branches sont ainsi formés dans le noyau en division de la téleutospore âgée de *Coleosporium Senecionis.* La membrane nucléaire et le nucléole disparaissent. Un fuseau apparaît terminé à chacune de ses extrémités par un centrosome. Sur ce fuseau et en son milieu chacun des deux chromosomes diacinétiques superpose ses deux branches (métaphase). Les deux branches sont deux chromosomes somatiques qui se sont unis pendant la prophase et qui vont se séparer à nouveau à la fin de la métaphase pour constituer deux chromosomes-fils de la première cinèse. Le début de l'anaphase montre quatre chromosomes-fils situés deux par deux de part et d'autre de l'équateur du fuseau. Ces quatre chromosomes-fils subissent une *division longitudinale durant l'anaphase* ; c'est là une anaphase particulière, une anaphase qui prépare les chromosomes-fils de

la deuxième cinèse. A la fin de l'anaphase on observe deux chromosomes bivalents à chaque pôle du fuseau.

La première division est achevée ; elle donne naissance à deux petits noyaux qui prennent une structure réticulée comme le noyau-père qui leur a donné naissance, acquièrent une fine membrane mais pas de nucléole. Ils se divisent avant d'avoir acquis leur structure définitive ; c'est la deuxième mitose promycéliale ; c'est une mitose particulière dont nous allons résumer les principaux caractères.

A la prophase la structure réticulée disparaît et dans chaque noyau *deux chromosomes bivalents* apparaissent ; ces deux chromosomes sont doubles et ils se montrent doubles dès qu'ils apparaissent. Quand on les observe ils occupent déjà l'équateur d'un fuseau qui se forme de bonne heure dans le cytoplasme, après la disparition précoce de la membrane nucléaire. A la fin de la métaphase il y a séparation pure et simple des deux branches de chaque chromosome. Les quatre branches contribuent par paires à la formation de deux nouveaux noyaux-fils. Ces quatre branches sont donc les quatre chromosomes-fils de la deuxième mitose et ce ne sont pas autre chose que les moitiés longitudinales anaphasiques des chromosomes-fils de la première mitose.

Quatre noyaux résultent des deux divisions successives que nous venons d'étudier. Dans ces quatre noyaux le nombre des chromosomes est réduit. Partis d'un noyau diploïde nous arrivons à quatre noyaux haploïdes : c'est donc la *réduction chromatique* que nous avons observée.

La première mitose est essentiellement caractérisée par une longue prophase et par la présence de deux chromosomes à deux branches au stade de la plaque équatoriale qui donnent quatre chromosomes-fils dédoublés longitudinalement à l'anaphase : ce sont là les caractères d'une *mitose hétérotypique.*

La deuxième mitose ne comporte pas de division longitu-

dinale des chromosomes ; elle est essentiellement caractérisée par la séparation pure et simple des branches de deux chromosomes doubles qui se montrent doubles dès qu'ils apparaissent : c'est une *mitose homéotypique*.

L'étude des mitoses promycéliales de *Coleosporium Melampyri* et *Coleosporium Sonchi* nous a fourni les mêmes résultats essentiels.

La réduction chromatique dans le genre *Coleosporium* s'effectue donc suivant le *schéma hétérohoméotypique*. La première cinèse, dissociant les chromosomes hétérotypiques en leurs deux branches constituantes, effectue réellement la réduction, elle est « euméiotique » ; la deuxième est équationnelle.

A la prophase de la première mitose les quatre chromosomes somatiques du noyau de fusion se groupent *longitudinalement* par paires en deux chromosomes doubles : c'est la *pseudo-réduction prophasique par parasyndèse ou zygoténie*. La réduction effective du nombre des chromosomes se réalise à la métaphase qui distribue aux deux pôles du fuseau des chromosomes somatiques complets, qui partage entre deux noyaux-fils les quatre chromosomes du noyau-père ; comme il s'agit de la métaphase de la première mitose c'est une *préréduction*.

C'est donc suivant le type d'une *préréduction hétérohoméotypique préparée par une pseudo-réduction prophasique par parasyndèse* que la réduction chromatique s'effectue chez les Urédinées. C'est le schéma réalisé chez beaucoup de plantes supérieures et animaux que nous retrouvons ici.

Les Urédinées envisagées au point de vue de leur reproduction sexuelle présentent ce grand intérêt d'offrir les divers actes qui la composent sous une forme dissociée qui diffère de celle qu'on a l'habitude de rencontrer ailleurs. Comme partout la sexualité comporte comme nous venons de le voir la réunion de deux noyaux dans une même

cellule, une karyogamie, une réduction chromatique.

Chez les êtres primitifs ces trois phénomènes se passent dans le même organe et se succèdent de très près : c'est ainsi que chez un *Spirogyra* la fusion des gamètes est suivie de la fusion de leurs noyaux et que la germination du zygote s'accompagne d'une réduction chromatique. Tous les noyaux d'un *Spirogyra*, le noyau du zygote mis à part, sont semblables les uns aux autres : le noyau du zygote, à $2n$ chromosomes, étant dit diploïde, tous les noyaux végétatifs, à n chromosomes, sont des noyaux haploïdes. Considérons au contraire un animal supérieur : ici encore la fusion des gamètes est suivie immédiatement de la fusion des noyaux laquelle donne naissance à un noyau diploïde, mais la réduction chromatique n'intervient pas immédiatement, elle n'a lieu que beaucoup plus tard lors de la production de nouveaux gamètes. Ici, le noyau singulier est le noyau du gamète, il est haploïde ; tous les noyaux végétatifs sont des noyaux diploïdes.

Ces deux types de développement s'expriment en disant que l'appareil végétatif d'un *Spirogyra* est une haplophase, celui d'un animal supérieur une diplophase.

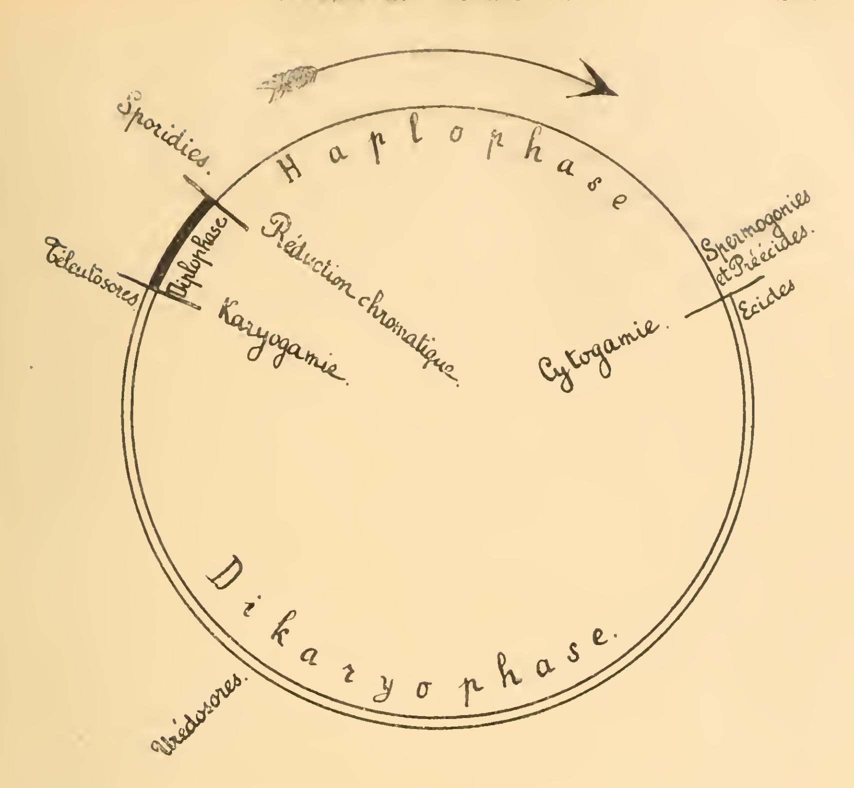
Si l'on considère le premier comme primitif le second s'en déduit par un retard dans la réduction chromatique. Un retard moins accusé de la réduction chromatique se rencontre chez les plantes supérieures : chez elles la fusion nucléaire suit encore la fusion des gamètes, celle-ci fournit un noyau diploïde qui reste tel au cours de nombreuses générations jusqu'au moment où, lors de la formation des spores (microspores, macrospores, grains de pollen, cellules-mères de sac embryonnaire), une réduction chromatique le transforme en un noyau haploïde. Dans ce cas parmi les noyaux végétatifs il en est d'haploïdes et de diploïdes. L'appareil végétatif d'une plante supérieure comprend une diplophase suivie d'une haplophase. Grâce à la dissociation des deux derniers phénomènes de l'acte

sexuel complet (fusion de noyaux et réduction chromatique) il s'introduit donc dans le cycle évolutif un état diploïde une période de diplophase qui peut vis-à-vis de l'haplophase devenir prépondérante et même occuper le cycle évolutif presque tout entier.

Une semblable dissociation peut avoir lieu entre les deux premiers phénomènes de l'acte sexuel complet, duplication de noyaux et fusion nucléaire. C'est ce qui a lieu chez beaucoup de Champignons, particulièrement chez les Urédinées. La fusion des cellules qui entraîne la duplication des noyaux n'est pas suivie d'une fusion immédiate de ces derniers, aussi le cycle évolutif se complique-t-il d'une phase nouvelle caractérisée par la possession régulière de deux noyaux par cellule, nous l'appelons une dikaryophase.

L'appareil végétatif d'une Urédinée relève donc d'une haplophase pour ce qui est du mycélium uninucléé, d'une dikaryophase pour ce qui concerne le tronçon binucléé. En joignant à ces deux phases la courte période de diplophase réalisée dans la téleutospore âgée après la fusion des noyaux le cycle évolutif d'une Urédinée complète comprend trois phases : une *haplophase* aux cellules uninucléées, ou haplocytes, productrice de sporidies, de spermogonies et de préécides ; une *dikaryophase* à cellules binucléées, ou dikaryocytes, pendant laquelle se produisent des écidiospores, des urédospores et des téleutospores ; enfin une *diplophase* réduite s'étendant de la téleutospore adulte à sa germination, la vieille téleutospore étant un diplocyte.

Le schéma ci-après résume le cycle évolutif d'une telle Urédinée complète : le trait fin, unique, qui va de la réduction chromatique à la cytogamie, indique le stade aux cellules uninucléées, l'haplophase ; le double trait qui va de la cytogamie à la karyogamie marque la phase à deux noyaux, c'est la dikaryophase ; enfin le gros trait qui s'étend de la karyogamie à la réduction chromatique marque la place restreinte qu'occupe la diplophase.



Ces trois phases du cycle évolutif des Urédinées se retrouvent chez tous les êtres vivants avec une importance relative variable avec les groupes envisagés. Chez les Urédinées la diplophase est courte ; chez les animaux supérieurs, au contraire, elle s'étend longuement aux dépens de l'haplophase et de la dikaryophase. Celle-ci est très généralement réduite chez les animaux et les végétaux supérieurs ; pour lui voir prendre une certaine importance il faut s'adresser à certains Protozoaires et mieux aux Champignons. Parmi ces derniers les Urédinées possèdent un cycle évolutif dont la dikaryophase occupe une partie très étendue ; elle doit ce développement spécial à une forme particulière de la dissociation des phénomènes sexuels, différente des autres formes le plus souvent réalisées chez les êtres vivants. C'est

cette dissociation grâce à laquelle l'étude de la sexualité chez les Urédinées est intimement liée à celle de leur cycle évolutif qui donne aux phénomènes sexuels chez ces Champignons les traits qui leur sont propres et confère aux phénomènes de la sexualité chez les Urédinées tout leur intérêt.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Allen (C. E.). — *Chromosome reduction in* Lilium canadense (Bot. Gaz., vol. XXXVII, 1904).

Allen (C. E.) [1]. — *Nuclear division in the pollen mother-cells of* Lilium canadense (Ann. of Bot., t. XIX, 1905).

Allen (C. E.) [2]. — *Das Verhalten der Kernsubstanzen während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von* Lilium canadense (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905).

Arnaud (G.). — *La mitose chez* Capnodium meridionale *et chez* Coleosporium Senecionis (Bull. Soc. Myc. Fr., t. XXIX, p. 345-347, 1913).

Bandi (W.). — *Beiträge zur Biologie der Uredineen* [Phragmidium subcorticium (*Schrank*) *Winter*, Puccinia Caricis-montana (*E. Fischer*)] (Hedwigia, Bd. XLII, p. 118, 1903).

Bary (A. de). — *Untersuchungen über Uredineen.* (Monatsb. Akad. Wiss. Berlin, p. 15-50, 1865) (publié en 1866).

Bary (A. de). — *Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten* (Leipsig, 1866).

Beauverie (J.). — *Sur le chondriome d'une Urédinée : le* Puccinia malvacearum (Soc. de Biol., p. 359-361, réunion de Nancy 17 février 1914, Bull. du 6 mars 1914).

Berghs (J.). — *La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale :*

I. *Depuis le spirème jusqu'aux chromosomes mûrs dans la microsporogénèse d'*Allium fistulosum *et de* Lilium lancifolium (La Cellule, t. XXI, fasc. 1, 1904 [1]).

II. *Depuis la sporogonie jusqu'au spirème définitif dans la microsporogénèse de l'*Allium fistulosum (La Cellule, t. XXI, fasc. 2, 1904[2]).

III. — *La microsporogénèse de* Convallaria maialis (La Cellule, t. XXII, fasc. 1, 1905 [1]).

IV. — *La microsporogénèse de* Drosera rotundifolia, Narthecium ossifragum *et* Helleborus fœtidus (La Cellule, t. XXII, fasc. 1, 1905 [2]).

Bessonoff (N.) [1]. — *Sur quelques faits relatifs à la formation du périthèce et la délimitation des ascospores chez les Erysiphaceæ* (C. R. Ac. Sc., p. 1123-1125, séance du 20 avril 1914).

Bessonoff (N.)[2]. — *Quelques nouveaux faits concernant la formation du périthèce et la délimitation des ascospores chez les Erysiphacées* (Bull. Soc. Myc. de Fr., t. XXX, p. 406. 1914).

Blackman (V. H.). — *On the fertilization, alternation of generations and general cytology of the Uredineæ* (Ann. of Bot., t. XVIII, p. 323-373. 1904).

Blackman (V. H) **and Fraser** (Miss H. C. I.). — *Further studies on the sexuality of the Uredineæ* (Ann. of Bot., t. XX, p. 35-48, 1906).

Boveri (Th.). — *Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns*. Jena, 1904.

Brefeld (O.). — *Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie*, Bd. VIII, 1889.

Christman (A. H.). — *Sexual reproduction in the Rusts* (Bot. Gaz., vol. XXXIX, nº 4, p. 267-274, avril 1905).

Christman (A. H.). — *Alternation of generations and the morphology of the spore-forms in Rusts* (Bot. Gaz., vol. XLIV, nº 2, p. 81-100, août 1907).

Claussen (P.). — *Zur Entwickelungsgeschichte der Ascomyceten :* Pyronema confluens (Zeits. f. Bot., Bd. IV, H. 1, 1912).

Dangeard (P. A.). — *Mémoire sur les Chlamydomonadinées* (Le Botaniste, série VI, p. 65-292, 1898).

Dangeard (P. A.). — *Etude de la karyokinèse chez la* Vampyrella vorax *Cnk.* (Le Botaniste, série VII, 1900.)

Dangeard (P. A.)[1]. — *L'organisation du* Trepomonas agilis *Duj.* (Le Botaniste, série IX, p. 13-15, 1903, et C. R. Ac. Sc., t. CXXXV, 1903).

Dangeard (P. A.).[2]. — *Contribution à l'étude des Diplozoaires* (Le Botaniste, série IX, p. 25-28, 1903, et C. R. Ac. Sc., t. CXXXVI, 1903).

Dangeard (P. A.)[3]. — *Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes* (1re partie) (Le Botaniste, série IX, 1903-1906).

Dangeard (P. A.). — *Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes* (2e et 3e parties) (Le Botaniste, série X, 1907).

Dangeard (P. A.). — *Sur les phénomènes de fécondation chez les Zygnema* (C. R. Ac. Sc., t. CXLVIII, p. 1406, 1909).

Dangeard (P. A.). — *Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieurs* (Le Botaniste, série XI, 1910).

Dangeard (P. A.) **et Sappin-Trouffy.** — *Une pseudo-fécondation chez les Urédinées* (C. R. Ac. Sc., 6 février 1893).

Dangeard (P. A.) **et Sappin-Trouffy.** — *Réponse à une note de MM. G. Poirault et Raciborski sur la karyokinèse chez les Urédinées* (Le Botaniste, série IV, 1895, et C. R. Ac. Sc., 1895).

Davis (B. M.). — *Oogenesis in* Saprolegnia (Bot. Gaz., vol. XXXV, p. 233, 1903).

Dittschlag (E.). — *Zur Kenntniss der Kernverhältnisse von* Puccinia Falcariæ (Centrbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. XXVIII, p. 473-492, 1910).

Eriksson. — *Vie latente et plasmatique de certaines Urédinées* (C. R. Ac. Sc., Paris, t. CXXIV, p. 475, 1897).

Ernst. — *Chromosomenreduction, Entwickelung des Embryosackes und Befruchtung bei* Paris quadrifolia *und* Trillium grandiflorum (Flora, vol. XCI, 1902).

Farmer (J. B.). — *Telosynapsis and parasynapsis* (Ann. of Bot., vol. XXVI, 1912).

Farmer (J. B.) **et Moore** (J. E.). — *New investigations into the reduction phenomena of animals and plants* (Proc. of the Roy. Soc., vol. LXXII, 1903).

Farmer (J. B.) **et Moore** (J. E.). — *On the maïotic phase (reduction divisions) in animals and plants* (Quat. Journ. of Microsc. Sc., vol. XLVIII, 1905).

Farmer (J. B.) **et Digby.** — *On the cytological features exhibited by certain varietal and hybrid Ferns* (Ann. of Bot., vol. XXIV, 1910).

Fischer (Ed.). — *Die Uredineen der Schweiz* (Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz, 1904).

Fischer (Ed.). — *Analyse d'un article de Moreau* (Mme F.) : « *Sur l'existence d'une forme écidienne uninucléée* » (Mycol. Centralbl., Bd. I, p. 97, 1912).

Flemming. — *Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle* (Arch. f. Mikr. Anat., Bd. XXIX, 1887).

Fraser. — *Contribution to the cytology of* Humaria rutilans *Fr.* (Ann. of Bot., t. XXII, 1908).

Fraser et Brooks. — *Further studies on the cytology of the ascus* (Ann. of Bot., t. XXIII, 1909).

Fraser et Welsford. — *Further contribution to the cytology of the Ascomycetes* (Ann. of Bot., t. XXII, 1908).

Fries (R. E.). — *Ueber die cytologischen Verhältnisse bei der Sporenbildung von* Nidularia (Zeit. f. Bot., Bd. III, p. 145-165, 1911).

Fromme (F. D.). — *Sexual fusions and spore development of the flax rust* (Bull. of the Torrey bot. Club, vol. XXXIX, p. 113-131, 1912).

Fromme (F. D.). — *The morphology and cytology of the æcidium cup* (Bot. Gaz., vol. LVIII, 1914).

Grégoire (V.). — *Les cinèses polliniques chez les Liliacées* (La Cellule, t. XVI, fasc. 2, 1899).

Grégoire (V.). — *La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation* (La Cellule, t. XXI, fasc. 2, 1904).

Grégoire (V.). — *Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes* (premier mémoire) (La Cellule, t. XXII, fasc. 2, 1905).

Grégoire (V.). — *La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (racines* d'Allium) (La Cellule, t. XXIII, fasc. 2, 1906).

Grégoire (V.). — *La formation des gemini hétérotypiques dans les végétaux* (La Cellule, t. XXIV, fasc. 2, 1907).

Grégoire (V.). — *Les cinèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus méiotique* (second mémoire) (La Cellule, t. XXVI, fasc. 2, 1910).

Grégoire (V.) et **Wygaerts** (A.).— *La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques* (La Cellule, t. XXI, fasc. 1, 1904).

Gregory. — *Spore formation in Leptosporangiate Ferns* (Ann. of Bot., vol. LXXI, 1904).

Guignard. — *Sur la formation du pollen et la réduction chromatique dans le* Naïas major (C. R. Ac. Sc., janvier 1899).

Guilliermond (A.). — *Remarques sur la karyokinèse des Ascomycètes* (Ann. Mycol., 1905).

Guilliermond (A.). — *Aperçu sur l'évolution nucléaire des Ascomycètes et nouvelles observations sur les mitoses des asques* (Rev. gén. de bot., t. XXIII, p. 89, 1911).

Guilliermond (A.). — *Les progrès de la cytologie des Champignons* (Prog. rei bot., Bd. IV, p. 483, 1913).

Häcker (V.). — *Die Eibildung bei* Cyclops *und* Canthocamptus (Zool. Jahrb., t. V, 1892).

Häcker (V.). — *Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger* (Ergebn. Fortschr. Zool., I, 1907).

Hartmann.— *Das System der Protozoen* (Arch. f. Protistenk., Bd. X, 1907).

Hartmann et **Nägler**. — *Entwickelung Studien über Amöben* (Arch. f. Protistenk., Bd. XV, 1909).

Hoffmann (H.). — *Zur Entwicklungsgeschichte von* Endophyllum Sempervivi (Centrbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. XXXII, 1912).

Holden (R. J.) et **Harper** (R. A.) — *Nuclear division and nuclear fusion in* Coleosporium Sonchi-arvensis (Trans. Wisc. Acad. Sc., vol. XIV, p. 63-77, 1903).

Juel (H. O.). — *Die Kerntheilungen in den Basidien und die Phylogenie der Basidiomyceten* (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, H. 2, p. 361, 1898).

Juel. — *Beiträge zur Kenntniss der Tetradenteilung* (Jahrb. f. wiss. Bot. vol. XXXV, 1900).

Karsten (G.). — *Die Entwicklung der Zygoten von* Spirogyra jugalis *Ktzg* (Flora, Bd. XCIX, 1908).

Kniep (H.). — *Ueber das Auftreten von Basidien im einkernigen Mycel von* Armillaria mellea *Fl. Dan.* (Zeit. f. Bot., Bd. III, p 529-554, 1911).

Kniep (H.). — *Beiträge zur Kenntniss der Hymenomyceten* :

I. — *Die Entwickelungsgeschichte von* Hypochnus terrestris *nov. sp.*

II. *Ueber die Herkunft der Kernpaare in Fruchtkörper von* Coprinus nycthemerus *Fr.* (Zeit. f. Bot., Bd. V, H. 8, p. 593-637, 1913).

Körnicke. — *Studien am Embryosack-Mutterzellen* (Sitzb. d. niedderh. Ges., 1901).

Kunkel. — *The production of a promycelium by the æcidiospores of* Cæoma nitens *Burr.* (Bull. Torrey bot. Club., vol. XL, n° 7, p. 361-366, 1913).

Kunkel. — *Nuclear behavior in the promycelia of* Cæoma nitens *Burril and* Puccinia Peckiana *Howe* (The Americ. Journ. of Bot., vol. I, p. 37-47, 1914).

Kurssanow (L. von). — *Zur Sexualität der Rostpilze* (Zeits. f. Bot., Bd. II, H. 2, p. 81, 1910).

Kurssanow (L. von). — *Ueber die Teilung der Kerne bei* Vaucheria. Moskau, 1911.

Kurssanow (L. von). — *Ueber Befruchtung, Reifung und Keimung bei* Zygnema (Flora, Bd. CIV, 1911).

Lagerberg. — *Ueber die præsynaptische und synaptische Entwickelung der Kerne in den Embryosackmutterzellen von* Adoxa moschatellina (Bot. Stud. Kjellmann, Uppsala, 1906).

Levine (M.) — *Studies in the Cytology of the Hymenomycetes, especially the Boleti* (Bull. of the Torrey Bot. Club, vol. XL, p. 131, 1913).

Lewis. — *The behaviour of the chromosomes in* Pinus *and* Thuya (Ann. of Bot., vol. XXII, 1908).

Lundegardh. — *Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger dicotylen Pflanzen* (Svensk Bot. Tidskrift, t. III, 1909).

Maire (R.). — *Sur les phénomènes cytologiques précédant et accompagnant la formation de la téleutospore chez le* Puccinia Liliacearum *Duby* (C. R. Ac. Sc., t. CXXIX, p. 839, 1899).

Maire (R.) [1]. — *L'évolution nucléaire chez les* Endophyllum (Journ. de bot., t. XIV, p. 80, 1900).

Maire (R.) [2]. — *L'évolution nucléaire chez les Urédinées et la sexualité.* (Actes du Congrès intern. de Bot. de Paris, p. 135-150, 1900, publié en 1901).

Maire (R.). — *Nouvelles recherches sur la cytologie des Hyménomycètes* (C. R. Ac. Sc., 1er avril 1901).

Maire (R.). — *Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes* (Thèse Paris, 1902, et Bull. Soc. Myc. de Fr., t. XXVIII, 1902).

Maire (R.) [1]. — *La mitose hétérotypique chez les Ascomycètes* (C. R. Ac. Sc., 3 avril 1905).

Maire (R.) [2]. — *La mitose hétérotypique et la signification des protochromosomes chez les Basidiomycètes* (C. R. Soc. Biol., 11 avril 1905).

Maire (R.). — *La Biologie des Urédinales* (*Etat actuel de la question*) (Progr. Rei bot., p. 109, 1911).

Maire (R.). — *Analyse d'un article de Pavillard intitulé : Remarques sur l'évolution des Urédinées* (Myc. Centrbl., 1912).

Massee (G.). — *On the presence of sexual organs in the æcidium* (Ann. of Bot., t. II, p. 47-50, 1888).

Meves. — *Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von* Salamandra maculosa (Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVIII, 1896).

Meyen (F. J. F.). — *Pflanzenpathologie und Pflanzenteratologie.* Berlin, 1841.

Miyake. — *Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen* (Jahrb. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905).

Montgomery (Th.). — *The heterotypic maturation mitosis in Amphibia and its general significance* (Biol. Bull., vol. IV, 1903).

Moreau (F.) [1]. — *Etude histologique de la bulbillose des lames chez un Agaric* (Bull. Soc. Myc. de Fr., t. XXIX, p. 341-344, 1913).

Moreau (F.)[2]. — *Recherches sur la reproduction des Mucorinées et de quelques autres Thallophytes* (Thèse Paris, 1913, et Le Botaniste, série XIII, 1913).

Moreau (F.). — *Sur le développement du périthèce chez une Hypocréale, le* Peckiella lateritia (*Fr.*) *Maire* (Bull. Soc. bot. Fr., p. 160-164, 1914).

Moreau (F.) et **Moreau** (Mme F.). — *Les corpuscules métachromatiques et la phagocytose* (Bull. Soc. Myc. de Fr., t. XXIX, p. 170-173, 1913).

Moreau (Mme F.). — *Sur l'existence d'une forme écidienne uninucléée* (Bull. Soc. Mycol. de Fr., t. XXVII, p. 489-493, 1911).

Moreau (Mme F.)[1]. — *Le centrosome chez les Urédinées* (Bull. Soc. Myc. de Fr., t. XXIX, p. 242-243, 1913).

Moreau (Mme F.)[2]. — *Les phénomènes de la karyokinèse chez les Urédinées* (Bull. Soc. bot. de Fr., p. 138-141, 13 mars 1913).

Moreau (Mme F.)[1]. — *La mitose hétérotypique chez les Urédinées* (Bull. Soc. bot. de Fr., p. 70-74, 9 janvier 1914).

Moreau (Mme F.)[2]. — *La mitose homéotypique chez le* Coleosporium Senecionis *Pers.* (Bull. Soc. bot. de Fr., p. 4-5, 13 février 1914).

Moreau (Mme F.)[3]. — *Sur le prétendu trichogyne des Urédinées* (Bull. Soc. Myc. de Fr., t. XXX, p. 368-372, 2 avril 1914).

Moreau (Mme F.)[4]. — *Les mitochondries chez les Urédinées* (C. R. Soc. Biol., t. LXXVI, p. 421, séance du 14 mars 1914).

Mottier. — *The development of the heterotypic chromosomes in pollen mother-cells* (Bot. Gaz., vol. XL, 1905).

Mottier. — *The development of the heterotypic chromosomes in pollen mother-cells* (Ann. of. Bot., vol. XXI, 1907).

Mottier. — *On the prophases of the heterotypic mitosis in the embryo-sac mother-cell of* Lilium (Ann. of Bot., vol. XXIII, 1909).

Nichols (G.). — *The nature and origin of the binucleate cells in some Basidiomycetes* (Trans. of the Wisc. Ac. of Sc., 1904).

Olive (E. W.)[1]. — *Sexual cell fusions and vegetative nuclear divisions in the Rusts* (Ann. of Bot., vol. XXII, july 1908).

Olive (E. W.)[2]. — *The relation of « conjugation » and « nuclear migration » in the rusts. The relationships of the æcidium-cup type of rust* (Science, vol. XXVII, p. 213, 1908).

Olive (E. W.). — *Intermingling of perennial sporophytic and gametophytic generations in* Puccinia Podophylli, P. obtegens *and* Uromyces Glycyrrhizæ (Ann. Mycol., Bd XI, n° 4, 1913).

Overton. — *Ueber Reduktionstheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen* (Jahrb. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905).

Overton. — *On the organization of the nuclei in the pollen mother-cells of certain plants, with especial reference to the permanence of the chromosomes* (Ann. of Bot., vol. XXIII, 1909).

Pavillard. — *Remarques sur l'évolution des Urédinées* (Bull. Soc. Myc. de Fr., t. XXVIII, 1912).

Pavolini (A. F.). — *Sullo sviluppo dell'ecidio nell'* Uromyces Dactylidis *Otth* (Bull. Soc. Bot. Ital., p. 83, 1910).

Pavolini (A. F.). — *L'ecidio della* Puccinia fusca *Relhan.* Bull. Soc. Bot. Ital., p. 90, 1912).

Poirault (G.) **et Raciborski** (M.) — *Sur les noyaux des Urédinées* (Journ. de Bot., t. IX, p. 318, 1895).

Ramsbottom (J.). — *Some recent work on the cytology of fungus reproduction. I.* (Mycol. Centrbl., Bd. I, H. 9, p. 259-267, 1912).

Richards (H. M.). — *On some points in the development of the æcidia* (Proc. of the Americ. Acad., vol. XXXI, p. 255-270, 1896).

Rosen (F.). — *Studien über die Kerne und die Membranbildung bei Myxomyceten und Pilzen* (Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl., 1892)

Rosenberg. — *Zur Kenntniss der Reduktionsteilung in Pflanzen* (Botaniska Notiser, 1905).

Rosenberg. — *Zur Kenntniss der præsynaptischen Entwicklungsphasen der Reduktionsteilung* (Sv. Bot. Tidsk., 1907).

Rosenberg. — *Cytological studies on the apogamy in* Hieracium (Sv. Bot. Tidsk., 1908).

Rosenberg. — *Zur Kenntniss von den Tetradenteilungen der Compositen* (Sv. Bot. Tidsk., 1909).

Rückert (J.). — *Ueber das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten* Cyclops *Eies* (Arch. f. microsc. Anat., Bd. XLV, 1895).

Sappin-Trouffy (P.)[1]. — *Sur la signification de la fécondation chez les Urédinées* (Le Botaniste, sér. V, p. 32, 1896).

Sappin-Trouffy (P.)[2]. — *Recherches histologiques sur la famille des Urédinées* (Le Botaniste, sér. V, p. 59, 1896, et Thèse Paris, 1896).

Sargant (Miss). — *The formation of the sexual nuclei in* Lilium Martagon.
I. *Oogenesis* (Ann. of Bot., vol. X, 1896) ;
II. *Spermatogenesis* (Ann. of Bot., vol. XI, 1897).

Schaffner. — *Contribution to the life-history of* Lilium philadelphicum (Bot. Gaz., 1897).

Schaffner. — *Chromosome reduction in the microsporocytes of* Lilium tigrinum (Bot. Gaz., vol. XLI, 1906).

Schaffner. — *The reduction division in the microsporocytes of* Agave virginica (Bot. Gaz., vol. XLVII, 1909).

Schaudinn. — *Ueber die Teilung von* Amæba binucleata (Sitzber. Ges. Naturf. Freunde, Berlin, nr 6, p. 130, 1895).

Schikorra. — *Ueber die Entwickelungsgeschichte von* Monascus (Zeitschr. f. Bot., t. 1, 1909).

Schmitz (F.). — *Untersuchungen über die Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen* (Niederrhein. Gesellsch. für Natur-und Heilkunde in Bonn, 1879).

Schniewind-Thies (von). — *Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen.* Jena 1901.

Schreiner (A et K.). — *Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Ein*

Beitrag zur Frage nach der Chromatinreduktion (Anat. Anz., Bd. XXIV, 1904).
Stevens (F. L.). — *The compound oosphere of* Albugo Bliti (Bot. Gaz., vol. XXVIII, nr 3, 1899).
Strasburger (E.). — *Ueber Reduktionstheilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner in Pflanzenreich* (Hist. Beitr., Bd. VI, Jena, 1900).
Strasburger (E.) [1]. — *Typische und allotypische Kernteilung* (Jahrb, f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905).
Strasburger (E.) [2]. — *Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich* Jena, 1905.
Strasburger (E.). — *Ueber die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage* (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, 1907).
Strasburger (E.). — *Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung* (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908).
Strasburger (E.). — *Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung.* Jena, 1909.
Tieghem (Ph. Van). — *Traité de botanique*, 1891.
Tröndle (A.). — *Ueber die Reduktionsteilung in den Zygoten von* Spirogyra *und über die Bedeutung der Synapsis* (Zeit. f. Bot., t. III, p. 593, 1911).
Tulasne (L. R.). — *Note sur l'appareil reproducteur dans les Lichens et les Champignons* (2e partie) (C. R. Ac. Sc., t. XXXII, 1851).
Tulasne (L. R.). — *Second mémoire sur les Urédinées et les Ustilaginées* (Ann. Sc. Nat. Bot., 2e série, t. IV, p. 77, 1854).
Unger (Fr.). — *Die Exantheme der Pflanzen.* Wien, 1833.
Vuillemin (P.). — *Analyse de deux mémoires de Sappin-Trouffy* (Année biologique, t. II, p. 115, 1896).
Vuillemin (P.). — *Revue annuelle de Mycologie* (Rev. gén. des Sc., 1910).
Vuillemin (P.). — *L'évolution sexuelle chez les Champignons* (Rev. gén. des Sc., 30 mars 1912).
Vuillemin (P.). — *Analyse d'un article de Moreau (Mme F.)* : « *Sur l'existence d'une forme écidienne uninucléée* » (Bot. Cent., Bd. CXX, p. 572, 1912).
Wager (H.). — *Chromosome reduction in the Hymenomycetes* (Report Brit. Assoc. Adm. Sc. Scheffield, 1911).
Werth (E.) et Ludwigs (K.). — *Zur Sporenbildung bei Rost-und Brandpilzen* (Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XXX, p. 522-528, 1912).
Winiwarter (von). — *Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères* (Arch. de Biol., t. XVII, 1900).
Wittrock (V. B.) [1]. — *Om* Binuclearia *ett nytt Confervacée slägte* (K. Svensk. Vet. Akad. Bihang, Bd. XII, 1887).
Wittrock (V. B.) [2]. — *Ueber* Binuclearia *eine neue Confervaceen-Gattung* (Bot. Centrbl., Bd. I, p. 60 et 89, 1887).

TABLE DES MATIÈRES

LA

REPRODUCTION SEXUELLE

ENVISAGÉE DANS SA NATURE DANS SON ORIGINE ET DANS SES CONSÉQUENCES

Par P.-A. DANGEARD

La reproduction sexuelle est une fonction commune aux végétaux et aux animaux : seuls quelques organismes inférieurs en sont dépourvus et se multiplient exclusivement par simple bipartition, par fragmentation ou par sporulation.

On a cru longtemps que les phénomènes sexuels différaient profondément dans chaque groupe : cette opinion s'appuyait sur la diversité des appareils et des organes chargés d'accomplir cette fonction ; aussi toutes les théories relatives à la fécondation sont-elles restées purement spéculatives jusqu'au XVIe siècle, c'est-à-dire jusqu'au moment où l'emploi du microscope allait permettre de découvrir progressivement l'existence des gamètes et la manière dont ils se comportent dans la formation de l'œuf.

Les difficultés à surmonter étaient nombreuses ; à l'heure actuelle, beaucoup de problèmes importants, relatifs à la fécondation, restent encore à résoudre ; malgré cela, grâce aux découvertes de la seconde moitié du XIXe siècle et du commencement du XXe siècle, on peut dégager maintenant l'unité du phénomène sexuel qui se présente avec les mêmes caractères essentiels chez tous les êtres vivants.

Dans l'étude d'une fonction comme celle-ci, on se trouve

en présence de deux tendances extrêmes ; ces deux tendances se rencontrent partout : en morphologie, en anatomie, en systématique ; elles ont l'une et l'autre leurs avantages et leurs inconvénients ; dans l'une, on note les différences, on les exagère au besoin ; dans l'autre, au contraire, à travers les faits particuliers, au milieu des différences de détail, on ne retient que le plan d'ensemble et on cherche la loi ou les lois qui ont présidé au développement d'un organe et de sa structure, à l'évolution d'un groupe ou d'une fonction.

L'étude de la reproduction sexuelle, envisagée chez les animaux et les végétaux, a profité de ces deux tendances : la première a permis de réunir, en nombre considérable, des observations de grande importance ; la seconde, qui ne s'appuie que sur quelques découvertes, souvent espacées dans le temps, donnera finalement tôt ou tard une explication rationnelle de la fonction et de son origine.

Nous examinerons, à ce dernier point de vue, nos connaissances actuelles sur les phénomènes reproducteurs de nature sexuelle ; nous verrons comment on est arrivé peu à peu à préciser les caractères de la fécondation, à chercher son origine et à déterminer ses conséquences dans le développement des êtres. La sexualité des Champignons a paru constituer longtemps un obstacle insurmontable à la conception de l'unité des phénomènes reproducteurs ; les découvertes faites dans ces dernières années permettent, comme nous le montrerons, de la faire rentrer dans la loi générale.

En 1651, Harvey ayant reconnu, au moyen de verres grossissants, la relation qui existe entre la cicatricule de l'œuf et les premiers rudiments du poulet, formule les conclusions suivantes :

1° *Tout animal provient d'un œuf ;* 2° *les organes apparaissent par nouvelle formation et non par l'accroissement d'une structure préformée.*

Pour ce savant, le sperme ne féconde pas l'œuf, mais la mère tout entière : il se produit, sous l'action de la liqueur séminale, une sorte de contagion musculaire qui permet à la mère de développer ses œufs à l'intérieur de la matrice.

En 1677, Hamm, un des élèves de Leuwenkoek, avait appelé l'attention de son maître sur des éléments minuscules qui s'agitaient dans le sperme. Leuwenkoek aussitôt les interpréta *comme des germes préformés qui n'avaient besoin que d'être nourris par l'œuf pour se développer en embryons*.

Malgré de nombreux et importants travaux, ce n'est qu'en 1855 que la véritable nature de la fécondation commence à se dégager nettement ; l'honneur en revient à Pringsheim qui, à la suite d'observations très complètes sur l'*Œdogonium*, caractérise ainsi l'acte fécondateur :

1° *Dans l'acte de la génération, il y a réellement mélange de la substance propre du spermatozoïde avec celle du globule encore nu renfermé dans l'organe femelle.*

2° *La première cellule du nouvel organisme ou de la nouvelle plante ne préexiste point toute formée dans l'organe femelle, mais elle est le résultat de la fécondation.*

3° *Les spermatozoïdes ne forment point une partie morphologiquement déterminée de la nouvelle cellule, son nucléus par exemple ; ils se dissolvent, perdent toute forme appréciable et n'agissent par conséquent que par leur substance propre.*

4° *Un seul spermatozoïde suffit à l'accomplissement de l'acte sexuel.*

Le mémoire de Pringsheim permettait donc de dire, en 1855, que la fécondation consiste *dans le mélange de deux cellules, l'une mâle, l'autre femelle.*

Les travaux d'Oscar Hertwig (1875) et ceux d'Hermann Fol (1877) précisent davantage les conditions de la fécondation ; celle-ci ne consiste plus seulement dans l'union de deux cellules qui mélangent leurs protoplasmes : *cette union*

des deux gamètes est accompagnée de la fusion des deux noyaux sexuels.

A partir de ce moment, la fusion nucléaire fut considérée en général comme le phénomène le plus important et le plus caractéristique de la fécondation, soit chez les animaux, soit chez les végétaux ; de nombreux savants s'efforcent de retrouver cette fusion nucléaire dans tous les cas de reproduction sexuelle : citons plus particulièrement, avec les noms d'Hertwig et de Fol, ceux de Boveri, de Carnoy, de Strasburger et de Guignard.

Les recherches de Van Beneden permettent d'accorder à cette fusion nucléaire une importance capitale : ce savant établit, en 1883 (1), que l'inégalité entre les deux éléments sexuels n'est qu'apparente ; le noyau mâle et le noyau femelle possèdent le même nombre de chromosomes ; le noyau double de fécondation reçoit donc une égale quantité de chromatine paternelle et maternelle ; c'est à partir de cette constatation dont l'exactitude fut vérifiée par différents savants, dans un grand nombre d'exemples, que l'on songea à considérer les chromosomes comme les porteurs des qualités héréditaires : cette théorie, formulée presque en même temps par des savants comme Hertwig, Strasburger, Kölliker et Weismann ne pouvait manquer d'être accueillie avec faveur.

On connaissait maintenant les caractères essentiels de la fécondation : *celle-ci consiste dans l'union de deux gamètes, union accompagnée d'une fusion nucléaire ; dans cette fusion, les noyaux, mâle et femelle, apportent un même nombre de chromosomes.*

Van Beneden avait fait une autre constatation, extrêmement importante : il avait reconnu que dans l'*Ascaris*, le nombre des chromosomes de chaque noyau sexuel est moitié

(1) Van Beneden : *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire* (Archives de Biologie, vol. IX, 1883).

moindre que celui des noyaux végétatifs ; il en conclut que dans la reproduction sexuelle, les noyaux en présence sont des demi-noyaux : « Si, dit-il, au point de vue morphologique et de par leur structure, les pronucléus ne diffèrent en rien de noyaux ordinaires, il est évident qu'au point de vue physiologique, ils ne sont nullement l'équivalent de noyaux. Chaque pronucléus équivaut à un demi-noyau, présentant de par son origine un caractère unisexué. »

La définition de la fécondation subissait, de ce fait, une importante modification : *elle était caractérisée par l'union de deux cellules incomplètes, possédant chacune, dans leur noyau,* $\frac{n}{2}$ *chromosomes : cette union était accompagnée de la fusion de ces demi-noyaux en un noyau ordinaire renfermant le nombre normal* n *de chromosomes appartenant à l'espèce considérée.*

En 1899, à la suite de recherches sur les Chlamydomonadinées dans lesquelles nous avions constaté que le nombre des chromosomes se maintenait constant dans les cellules végétatives, dans les spores et dans les gamètes, nous proposions de modifier comme il suit la définition de la fécondation (1).

Dans la fécondation, *les gamètes qui s'unissent sont des éléments complets ; les noyaux qui se fusionnent apportent chacun un nombre* n *de chromosomes qui est celui de l'espèce considérée : le noyau de l'œuf est donc un noyau double possédant 2* n *chromosomes.*

On était ainsi arrivé, après de longs efforts, à fixer les caractères essentiels de la fécondation normale entre gamètes.

Il est possible que d'autres caractères viennent s'y ajouter plus tard à mesure que l'on connaîtra mieux le rôle des centrosomes, celui des mitochondries et les propriétés du protoplasma : mais, pour l'instant, on ne saurait aller plus loin sans risquer de faire fausse route ; en ce qui concerne

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les Chlamydomonadinées* (Le Botaniste, 6e série, 1898).

plus particulièrement le rôle des centrosomes, on ne possède que des données contradictoires, et ceux qui parlent d'une fécondation par les protoplasmes ne peuvent disposer d'aucune observation précise à l'appui de leurs idées : aussi ferons-nous abstraction ici des théories de la fécondation dues à Butschli, Boveri, Strasburger, etc. Ces théories ne représentent que de simples hypothèses, ou ne visent que des cas particuliers.

Nous venons de voir en quoi consiste la fécondation : nous devons maintenant essayer de découvrir comment elle s'est établie, d'une façon si générale, parmi les êtres vivants, et quelles ont été ses conséquences proches ou lointaines dans le développement : en d'autres termes, il est nécessaire de rechercher comment cette fonction a pris naissance et comment elle a évolué.

La reproduction sexuelle, en effet, n'est pas une propriété primitive du protoplasma au même titre que la nutrition et la multiplication, bien que nombre d'auteurs aient soutenu cette opinion : il s'agit d'une fonction acquise au cours de l'évolution, sous l'influence de causes qu'il est nécessaire de rechercher.

La découverte d'une réduction chromatique s'effectuant à la germination de l'œuf permettait non seulement de modifier la définition de la fécondation, mais elle ouvrait aussi une voie nouvelle aux recherches concernant l'origine même de la reproduction sexuelle.

Puisque les gamètes représentent des éléments complets, la cause déterminante de leur fusion devait être cherchée dans des raisons d'ordre physiologique : c'est alors que nous avons exposé, en 1898, une théorie complète de la sexualité, dont nous ne rappellerons ici que les grandes lignes : cette théorie a été complétée en 1910 (1) sur plusieurs points.

(1) P.-A. Dangeard : *Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieurs* (Le Botaniste, 11e série, 1910, p. 267).

Les organismes primitifs se multiplient par simple bipartition ; ce mode de multiplication est peu rapide : il exige, pour se continuer indéfiniment, *une période de nutrition intermédiaire entre deux divisions* ; *parfois les bipartitions sont trop rapprochées : l'équilibre nutritif se trouve détruit* ; le noyau continue de se diviser, alors que le protoplasma est incapable de subir une bipartition correspondante : une fusion nucléaire retablira l'équilibre.

L'exemple le plus simple est celui de l'*Anthophysa vegetans*, où à un moment donné, à la suite d'une épidémie de bipartitions successives, chaque individu renferme deux noyaux qui se fusionnent pour constituer un œuf par *autogamie* (1) ; de nombreux cas d'autogamie, de nature plus ou moins complexe, ont été signalés chez les Protozoaires.

Mais si les nombreux exemples de sexualité qui se rencontrent chez les Protozoaires se multipliant par bipartition sont intéressants, ils ne sauraient cependant nous renseigner exactement et complètement sur l'origine de la reproduction sexuelle en général et sur sa phylogénie ; il est nécessaire alors de s'adresser aux espèces qui se multiplient par sporulation.

La sporulation, dans laquelle les bipartitions se succèdent sans période de nutrition intermédiaire, réalise un progrès considérable pour la reproduction des êtres : de nombreux germes sont formés en peu de temps, et l'espèce se trouve ainsi mieux armée dans sa lutte pour l'existence.

Les cellules-mères dans lesquelles la sporulation a lieu, sont des sporanges, et les germes formés sont des spores ; ces spores, en se nourrissant, donnent de nouveaux sporanges : l'espèce se multiplie ainsi par reproduction asexuelle.

Mais tandis qu'avec la simple bipartition, la période de nutrition intermédiaire suffit parfois à maintenir l'équilibre nutritif, il n'en est plus de même avec la sporulation dans

(1) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, Le Botaniste, 11e série, 1910, p. 160-161.

laquelle une seule période de nutrition doit suffire à de nombreuses spores : l'équilibre nutritif se trouve rompu au bout d'un nombre de sporulations qui varie principalement avec la nature du milieu nutritif.

Les spores se trouvent affaiblies, affamées, incapables de fournir un nouveau développement ; leur protoplasma manque de l'énergie nécessaire à la continuation de la vie : *cette diminution de l'énergie vitale des spores ordinaires, sous l'influence d'une nutrition insuffisante, est, selon nous, la cause qui a provoqué, au cours de l'évolution, l'apparition de la sexualité* (1).

Ces spores affaiblies ont réussi à récupérer leur énergie de développement, en copulant par deux : il y a fusion de deux cellules ou gamètes en une seule cellule qui est l'œuf ; cet œuf, en germant, donnera naissance à une succession de spores et de sporanges, jusqu'au moment où la reproduction sexuelle interviendra à nouveau.

La reproduction sexuelle débute avec les cellules-mères qui donnent naissance aux gamètes et qui sont des gamétanges, et elle se termine avec la formation de l'œuf.

La fécondation est réalisée par l'union des deux gamètes ; dans cette union, il y a mélange des protoplasmes et fusion des deux noyaux, en un noyau double de copulation ; sa signification primitive est celle d'un individu affamé qui, pour se nourrir, absorberait comme aliment un individu de son espèce : la fécondation, par son origine, correspond donc à une sorte d'*autophagie* sexuelle.

Avant l'apparition de la reproduction sexuelle, le cycle du développement était :

Spore, Sporange... + Spore, Sporanges.

c'est-à-dire une succession de végétations asexuelles.

(1) P.-A. Dangeard : *Théorie de la sexualité* (Le Botaniste, 6e série). — *Programme d'un essai sur la reproduction sexuelle* (Le Botaniste, 7e série). — *Etude comparative de la zoospore et du spermatozoïde* (id.) — *Nutrition ordinaire, nutrition sexuelle et nutrition holophytique* (Le Botaniste, 3e série).

Avec l'apparition de la fécondation, une génération sexuelle se trouve intercalée, et l'on a maintenant :

Spore, Sporange + Spore, Sporange... + *Spore, Gamétange, Gamètes, œuf* + Spore, Sporange...

c'est-à-dire une succession de végétations asexuelles auxquelles succède une génération sexuelle.

Nous verrons tout à l'heure l'importance prise dans le développement par la fusion des noyaux ; dès maintenant, il est possible de formuler quelques conclusions générales :

1° *La reproduction sexuelle a eu pour cause une gêne nutritive, résultant de bipartitions successives sans période de nutrition intermédiaire.*

2° *Les gamètes sont des spores ordinaires affaiblies, affamées, incapables de continuer seules leur développement.*

3° *La reproduction sexuelle dérive directement de la reproduction asexuelle.*

4° *L'attraction qui réunit les gamètes est de la même nature que celle qui porte un organisme vers sa proie ou l'entraîne à la recherche de l'aliment.*

5° *La fécondation, c'est-à-dire l'union de deux gamètes en une seule cellule (œuf), est dans sa signification primitive un phénomène d'autophagie.*

6° *Cette autophagie a introduit dans le cycle du développement des êtres un stade nouveau qui, pris dans son ensemble, constitue la reproduction sexuelle.*

7° *La parthénogénèse qui, dans la théorie de Van Beneden, reste incompréhensible, s'explique ici aisément.*

Puisque les gamètes sont des spores affaiblies, dépourvues de l'énergie nécessaire, il est naturel que cette énergie puisse leur être rendue par l'emploi d'un milieu nutritif plus riche, par une élévation de température, etc.; ces gamètes reprennent alors leur caractère de spores ordinaires et se développent sans autophagie : il y a parthénogénèse.

La fécondation ordinaire, d'ordre sexuel, peut donc être

remplacée par des phénomènes d'ordre purement physique ou chimique : à cette catégorie de phénomènes encore mal déterminés, qui provoquent la parthénogénèse, beaucoup d'auteurs appliquent aussi le nom de fécondation.

On a discuté et on discute encore sur la définition même de la fécondation normale entre gamètes : essayons de fixer les idées sur ce point ; la chose est d'autant plus utile que plusieurs biologistes sont enclins à donner à ce mot une extension qui nous paraît injustifiée et en font un simple synonyme de reproduction sexuelle.

La fécondation normale ne doit s'appliquer qu'à l'union des gamètes : un anthérozoïde ou un spermatozoïde féconde l'oosphère ; deux cellules ou deux énergides sexuels s'unissent avec fusion des deux noyaux, en une *seule cellule* qui est l'œuf ; sans fécondation, en dehors de la parthénogénèse, la continuation du développement est impossible.

La reproduction sexuelle, par contre, comprend l'ensemble de la génération sexuée, depuis les phénomènes qui préparent la formation des gamètes, celle des thalles ou des individus sexués, jusqu'à la germination de l'œuf.

Un seul exemple suffira à montrer le danger d'employer l'expression de fécondation comme synonyme de reproduction sexuelle : la parthénogénèse n'existe que grâce à l'*existence* chez les êtres d'une reproduction sexuelle : elle ne se produit qu'en l'*absence* de fécondation par un second gamète.

On s'est demandé quelle était l'importance relative des deux parties de l'acte fécondateur : mélange des protoplasmes, fusion nucléaire.

La question n'est pas complètement résolue : on possède cependant certaines données qui permettent d'accorder une importance prépondérante à la fusion des noyaux sexuels.

Tout d'abord, on sait que dans l'hétérogamie, le gamète mâle n'apporte avec lui qu'une quantité souvent infime de protoplasma comparée à celle du gamète femelle : on pourrait, il est vrai, supposer qu'elle contient cependant des éléments

indispensables à la fécondation, centrosomes, mitochondries, etc.

En ce qui concerne les centrosomes, lorsqu'ils existent et accompagnent le noyau des gamètes, ils se comportent de façon variable : on connaît la théorie de Boveri : ce savant, à la suite de recherches sur l'*Ascaris*, résume, en 1887, ses idées de la manière suivante (1).

« L'œuf mûr possède tous les organes et toutes les qualités nécessaires pour sa segmentation, sauf le centrosome qui est l'agent actif de la division. Le spermatozoïde, de son côté, est pourvu d'un centrosome, mais il a perdu la substance sur laquelle cet élément exerce son action. L'union de l'œuf et du spermatozoïde réunit les éléments de la division cellulaire : l'œuf fécondé contient un centrosome qui se divise et dirige la segmentation ».

Le plus grand reproche qu'on puisse faire à cette manière d'envisager la fécondation, est qu'elle ne peut s'appliquer qu'à des cas particuliers : les centrosomes sont loin d'avoir une existence générale ; ces éléments manquent chez les plantes supérieures, par exemple, et il serait facile de citer un grand nombre de cas, où les noyaux sexuels ne sont accompagnés d'aucun centrosome. D'autre part, l'absence du centrosome femelle, dans l'œuf des animaux, même en faisant abstraction du fameux « quadrille des centres » de Fol, est loin d'être un caractère constant : ainsi chez le *Myzostoma*, selon Wheeler, ce serait l'ovocentre qui dirigerait la segmentation de l'œuf.

Les idées exprimées par Strasburger sur la sexualité représentent une variante de la théorie de Boveri : s'appuyant sur l'absence constatée par lui et par ses élèves, de l'élément centrosome chez les Phanérogames, il remplace l'action

(1) Boveri : *Ueber den Anteil des Spermatoz : an der Teilung der Eier* (Sitz. der Gesell. f. Morph. u. Phys. in Munchen, 1887). Voir aussi les mémoires publiés par le même savant dans le *Jenaische Zeitschrift* des années 1887, 1888, 1890, 1901.

attribuée au centrosome, par celle du « kinoplasme », qui tient sous sa dépendance les mouvements de la cellule, alors que le trophoplasme est le siège des phénomènes nutritifs.

Le gamète mâle possède du kinoplasme, mais il est trop pauvre en éléments nutritifs pour se diviser isolément : le gamète femelle, de son côté, par suite de l'absence de kinoplasme, est incapable de se développer ; la réunion des deux gamètes fournira une cellule complète dans laquelle le centrosome ou, à son défaut, le kinoplasme, provoquera la segmentation (1).

Cette conception de la fécondation repose sur une simple hypothèse : elle ne se concilie pas, d'ailleurs, avec la reproduction sexuelle par *isogamie* et par *autogamie*.

En résumé, il est impossible d'attribuer aucun rôle défini aux centrosomes dans la fécondation, puisqu'ils se comportent de façon variable au moment de l'union des gamètes ; de plus, il ne saurait être question d'utiliser les centrosomes dans une définition générale de la fécondation, puisque ces éléments manquent fréquemment dans les gamètes.

La même remarque s'applique aux chloroleucites des gamètes qui, comme les centrosomes, semblent se comporter de façon variable dans l'œuf ; leur absence chez les animaux et chez les champignons démontre que l'on ne saurait en tenir compte pour caractériser la fécondation.

Les mitochondries ont sans doute une existence plus générale que les centrosomes et les chloroleucites ; mais on ignore totalement ce que deviennent ces éléments dans l'œuf et les transformations qu'ils subissent.

Le mélange des protoplasmes des gamètes, en tout état de cause, n'a probablement qu'une importance relative dans la fécondation : ce mélange est, en effet, réalisé chez les plantes d'une façon continue, par les communications pro-

(1) Strasburger : *Cytologische Studien* (Jahrb, f. wiss. Botanik, Bd. XXX, 1897) et divers autres mémoires publiés par le même savant.

toplasmiques qui s'étendent d'une cellule à l'autre et chez les champignons par les anastomoses et les fusions cellulaires qui sont si fréquentes au moins dans certains groupes ; ce rôle pourrait être en relation directe avec la nutrition cellulaire, en conformité avec l'autophagie sexuelle primitive.

Si on admettait, par pure hypothèse, qu'il existe dans le cytoplasme des gamètes, en dehors du noyau, des éléments qui interviennent efficacement d'une façon constante et toujours la même, il serait impossible pour le moment de dire si leur action coïncide avec la mise en contact des protoplasmes.

Les protoplasmes de deux gamètes, de deux énergides sexuels peuvent, en effet, n'avoir jamais été séparés par une cloison : de nombreux exemples existent chez les Protozoaires, exemples que l'on réunit fréquemment sous le nom *d'autogamie* ; celui de l'*Anthophysa vegetans* nous montre des individus qui, après des bipartitions répétées, arrivent à former deux *énergides sexuels sous une même enveloppe* ; ces énergides, sans avoir jamais montré aucune trace de séparation, fusionnent leurs deux noyaux en un seul pour former l'œuf (1).

Il est impossible de parler dans ce cas, pour définir la fécondation, d'un mélange du protoplasma des gamètes, puisque ceux-ci n'ont jamais été séparés : la fécondation n'est effectuée à l'observation que par la fusion nucléaire : il en est de même dans les autres exemples d'autogamie.

Supposons maintenant que les deux noyaux en question subissent une ou plusieurs bipartitions avant de se fusionner par deux : *la fécondation ne pourra être caractérisée que par ces fusions nucléaires*. En effet, alors même que des éléments du cytoplasme joueraient un rôle dans la fécondation, nous serions dans l'impossibilité de dire si ce rôle a

(1) P.-A. Dangeard : *Lot. cit.*, Le Botaniste, 11e série, 1910, p. 160-161.

été accompli au stade de la première division nucléaire ou des divisions suivantes, ou encore s'est trouvé reporté au stade des *fusions nucléaires ; il serait toutefois plus vraisemblable de penser que la fécondation protoplasmique accompagne la fécondation nucléaire et qu'elle n'a lieu qu'après la dernière division nucléaire.*

Ces distinctions acquerront toute leur importance lorsqu'il sera question tout à l'heure de la sexualité chez les Champignons.

Dans la formation d'un œuf, il est incontestable que la fécondation normale ne saurait être caractérisée, à l'heure actuelle, que par la fusion de deux noyaux en un noyau double de copulation : c'est grâce à cette fusion nucléaire seulement que deux cellules ou deux énergides sexuels ne forment plus qu'une seule cellule : l'œuf ; si l'union des noyaux n'avait pas lieu, l'œuf et les cellules qui en proviennent renfermeraient toujours deux énergides distincts qu'un phénomène de mérotomie pourrait isoler au moins théoriquement à l'état de cellules simples. Il serait extrêmement intéressant de suivre ensuite le développement de ces cellules afin de constater si, malgré le mélange des protoplasmes, elles ont conservé leurs propriétés spécifiques dans le cas où les deux gamètes unis dans l'œuf appartiendraient à deux espèces différentes, les cellules isolées par mérotomie devraient, si le mélange des protoplasmes n'a qu'une importance secondaire, conserver les caractères généraux particuliers à chaque espèce : on saurait, de la sorte, si les propriétés héréditaires sont bien réellement, comme beaucoup de savants le pensent, localisées dans le noyau : cette expérience donnerait en même temps des renseignements sur l'importance qu'il faut accorder à l'union des protoplasmes dans la fécondation.

Il résulte de ce qui précède que la fécondation a introduit dans le cycle de développement des êtres, une cellule-œuf à 2 n chromosomes de formation nouvelle et de structure

secondaire ; ces deux groupes de chromosomes ainsi réunis peuvent se séparer à nouveau dès la germination de l'œuf ; la réduction chromatique se produit ; elle évite un doublement indéfini du nombre des chromosomes et elle restitue aux cellules ou aux spores qui proviennent de la germination de l'œuf leur structure primitive ordinaire.

Il en est ainsi chez beaucoup d'êtres unicellulaires, par exemple chez les Chlamydomonadinées, où la formule du développement est la suivante :

$$\overset{n}{\text{Cellule-mère}},\ \overset{n}{\text{Sporange}} + \overset{n}{\text{Cellule-mère}},\ \overset{n}{\text{Gamétange}} + \overset{2n}{\text{œuf}}.$$

Chez beaucoup d'êtres pluricellulaires inférieurs, tels les Champignons, la formule devient :

$$\overset{n}{\text{Sporophyte}},\ \overset{n}{\text{Sporange}} + \overset{n}{\text{Gamétophyte}},\ \overset{n}{\text{Gamétange}} + \overset{2n}{\text{œuf}}.$$

La sexualité n'a introduit chez ces êtres aucune transformation importante appréciable ; tout le développement a lieu avec la structure ordinaire primitive à n chromosomes : l'œuf seul possède la structure secondaire à $2n$ chromosomes.

Le simple examen de ces formules montre mieux que tout raisonnement l'impossibilité de considérer les gamètes, au sens de Van Beneden, comme des éléments incomplets possédant des demi-noyaux, *puisqu'on serait obligé alors d'admettre que chez un grand nombre d'espèces tout le développement aurait lieu avec des demi-noyaux, alors que l'œuf seul aurait la structure normale avec un noyau entier.*

Mais chez les Métazoaires et les Métaphytes, l'œuf possédant $2n$ chromosomes n'a pas subi à sa germination une réduction chromatique ; il a transmis aux cellules de l'embryon *cette structure secondaire à 2* n *chromosomes due à la sexualité.*

Ainsi les Métazoaires possèdent cette structure secon-

daire à 2 *n* chromosomes dans tous leurs tissus ; la réduction chromatique n'a lieu qu'à la formation des gamètes ; la structure primitive à *n* chromosomes ne se retrouve donc que dans les gamètes. Nous savons maintenant pourquoi la conception de Van Beneden et celle des zoologistes qui l'ont suivi était inexacte.

En général, on emploie maintenant les expressions diploïde et haploïde pour caractériser les deux structures (1) ; ainsi les Métazoaires ont une structure diploïde ainsi que l'œuf ; leurs gamètes possèdent une structure haploïde. Chez les Métaphytes, l'œuf et le sporophyte qui en provient, ont une structure diploïde de nature secondaire ; les spores, le gamétophyte et les gamètes possèdent une structure haploïde. de nature primitive.

Nous ne reviendrons pas ici sur les diverses formules du développement qui existent chez les Algues, les Mousses et les Cormophytes, et qui permettent de suivre en détail la phylogénie de la sexualité (2). Mais nous rappellerons ce que nous avons dit à propos de la structure à 2 *n* chromosomes due à la sexualité : *c'est sous la forme diploïde que les organismes supérieurs, plantes et animaux ont évolué ; l'union de deux noyaux, ce groupement de 2* n *chromosomes fournis par les gamètes a communiqué aux cellules une plasticité plus grande ; elle leur a donné des propriétés nouvelles ; elle les a rendues plus sensibles aux divers facteurs de l'évolution : de telle sorte que ce n'est pas l'amphimixie elle-même, au sens de Weismann, qui a eu de l'importance en évolution générale; c'est le retard dans la réduction chromatique qui a donné naissance aux individus possédant 2* n *chromosomes dans leurs cellules.*

Cela est si vrai, qu'avec l'amphimixie, suivie immédiatement, à la germination de l'œuf, de la séparation des

(1) Winkler : *Parthenogenesis und Apogamie in Pflanzenreich.* Iéna, 1908.

(2) P.-A. Dangeard : *L'évolution de la sexualité générale* (La Revue des idées, 15 janvier 1907, p. 24).

chromosomes, *on n'a plus que des êtres d'organisation simple comme les Champignons, ou des cellules ayant les caractères de Protozoaires comme les gamètes, ou encore des thalles à structure primitive comme le gamétophyte des Phanérogames.*

Les exemples connus d'une réduction chromatique à la germination de l'œuf sont encore malheureusement peu nombreux : cette lacune regrettable tient à la difficulté que l'on éprouve à obtenir la germination de ces œufs, dont beaucoup restent à l'état de vie latente pendant des semaines et des mois ; l'observation de la division nucléaire, dans le noyau double de copulation, devient pour ainsi dire impossible.

Dans ce cas, en attendant un hasard heureux, il est souvent plus pratique, comme nous l'avons fait pour les Chlamydomonadinées, d'établir le nombre des chromosomes du noyau à tous les stades du développement : si ce nombre est le même que celui qui existe dans les gamètes, tout le cycle se déroule incontestablement avec la structure haploïde : l'œuf seul possède la structure diploïde.

Tout un groupe de plantes a conservé dans ses cellules la structure primitive haploïde aussi bien dans le sporophyte que dans le gamétophyte : ce sont les Champignons ; l'œuf seul possède 2 *n* chromosomes, ainsi que l'a montré pour la première fois notre élève Sappin-Trouffy chez les Urédinées (1).

Mais la sexualité chez les Champignons offre des caractères tellement particuliers qu'il nous a paru utile de l'envisager dans son ensemble, dans le but de rectifier certaines interprétations récentes plus ou moins inexactes.

Il serait trop long de rappeler comment, à la suite de recherches qui se sont succédé pendant plus d'un siècle,

(1) Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur la famille des Urédinées* (Le Botaniste, 5e série, 1896).

on était finalement arrivé à la conviction que les Champignons supérieurs étaient dépourvus de sexualité : cette reproduction existait cependant, et à l'heure actuelle elle est admise par tout le monde.

La découverte de la reproduction sexuelle, chez les Champignons supérieurs, pouvait être faite en suivant trois voies différentes, de valeur d'ailleurs très inégale.

1° On pouvait supposer que ces Champignons possédaient des oogones et des anthéridies, plus ou moins semblables aux organes du même genre rencontrés chez les Mycètes inférieurs, Péronosporées, Saprolégniées, Mucorinées, etc.; c'est dans ce sens que s'était exercée la perspicacité de de Bary : mais les efforts de ce savant n'avaient pas été couronnés de succès ; Tulasne n'avait pas été plus heureux en essayant d'établir le rôle mâle des spermogonies et des spermaties.

2° La découverte de la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs pouvait résulter d'observations histologiques montrant l'existence générale des fusions nucléaires qui accompagnent l'union des gamètes et qui constituent, nous l'avons vu, le pivot même des phénomènes sexuels.

3° La démonstration de l'existence d'une phase à 2 *n* chromosomes, précédée d'un stade à *n* chromosomes, aurait pu aussi mettre sur la voie de cette découverte : cette constatation aurait permis de remonter à l'origine du stade diploïde, c'est-à-dire, d'après ce que nous savons, à la fécondation elle-même et à l'œuf qui en résulte.

Or, la découverte de cette reproduction sexuelle s'est faite par le moyen des fusions nucléaires que l'on a bien voulu désigner depuis sous le nom de fusions dangeardiennes ; d'abord signalées, en collaboration avec notre élève Sappin-Trouffy, dans la téleutospore des Urédinées, leur existence fut bientôt reconnue chez tous les Champignons supérieurs, soit à l'origine de l'asque, soit à l'origine de la baside.

Mais ces fusions se présentaient dans des conditions si différentes de celles que l'on était habitué à rencontrer chez

les animaux et chez les végétaux, qu'il a fallu de longues controverses et de nombreux travaux avant de réussir à faire accepter leur caractère sexuel.

Notre élève Sappin-Trouffy avait pourtant montré, dès le début, que la fusion nucléaire qui se produit dans la téleutospore des Urédinées est suivie d'une réduction chromatique.

On possédait donc les éléments essentiels d'une reproduction sexuelle nettement caractérisée : *la fusion nucléaire qui est l'acte prépondérant, sinon exclusif de la fécondation, et la réduction chromatique qui en est la conséquence directe.*

Nos contradicteurs nous opposaient l'absence de gamètes spécialisés : cette ressource leur manqua presque aussitôt : en effet, de nombreux savants signalaient bientôt chez les Protozoaires, des fusions nucléaires analogues, auxquelles ils attribuaient sans hésitation un caractère sexuel : ce nouveau mode de reproduction entre énergides sexuels contenus dans une même cellule, vu pour la première fois chez les Champignons, recevait le nom *d'autogamie*.

On reconnaissait donc finalement avec nous *qu'une reproduction sexuelle pouvait exister en l'absence de gamètes spécialisés et distincts*, *en l'absence par conséquent d'un mélange de protoplasmes différents.*

Il n'est plus guère de biologistes compétents qui refusent aux Champignons supérieurs une reproduction sexuelle dont l'existence est si évidente ; mais peut-être un certain nombre font-ils encore fausse route dans l'interprétation des diverses phases qui se produisent au cours du développement ; sans contester le caractère sexuel des fusions nucléaires, ils voudraient faire précéder celle-ci d'une sorte de fécondation par mélange de protoplasmes, par simples fusions cellulaires (1) : cette fécondation, de nature proto-

(1) Consulter René Maire : *la Biologie des Urédinales* (Progressus Rei Botanicæ, vol. IV, 1911, p. 109).

plasmique, précéderait la fécondation nucléaire dont elle serait séparée par un intervalle souvent très long : elle n'existerait d'ailleurs que chez quelques rares espèces, sans que la reproduction sexuelle des autres espèces, souvent très voisines, en soit changée ou même modifiée dans son allure générale et ses conséquences.

Cette dernière constatation est déjà de nature à faire réfléchir sur la valeur et la signification qu'il faut accorder à cette prétendue fécondation protoplasmique.

Mais il est d'autres considérations que nous allons envisager et qui permettront, nous l'espérons, de faire la lumière complète.

Le moyen le plus sûr pour caractériser la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs dans son ensemble et en donner une interprétation exacte, consiste à établir sa phylogénie : on saisira ainsi tous les passages entre la sexualité des Champignons inférieurs et celle des Champignons supérieurs.

Cette phylogénie a été tracée en détail pour le grand groupe des Ascomycètes (1) : pour la suivre, les difficultés n'ont pas manqué, car le terrain n'était nullement préparé.

Il a fallu tout d'abord établir, en opposition avec la théorie de Van Beneden, l'origine de la reproduction sexuelle, telle qu'elle vient d'être exposée, et montrer en particulier ses relations avec la reproduction asexuelle.

Il a été nécessaire ensuite d'interpréter, en s'appuyant sur ces données fondamentales, les phénomènes reproducteurs tels qu'ils se présentent chez les Siphomycètes et en particulier chez les Mucorinées ; or, chez les Mucorinées, on ignorait encore totalement l'existence d'une fécondation par fusions de noyaux.

Nous avons eu à envisager à la fois la phylogénie de la

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes*, (Le Botaniste, 9e et 10e série, 1904-1907).

reproduction asexuelle et celle de la reproduction sexuelle : nous savons en effet, par ce qui précède, combien sont étroites les relations entre ces deux modes de reproduction.

L'évolution de la reproduction asexuelle des Ascomycètes repose tout entière sur la transformation des sporanges, tels qu'ils existent chez les Siphomycètes en conidiophores, de formes variées : les spores endogènes sont devenues des spores exogènes, désignées sous le nom de conidies : la cause de cette transformation est le changement d'habitat, correspondant au passage de l'eau dans l'air.

L'évolution de la reproduction sexuelle présente les mêmes caractères : les gamétanges ont fourni les gamétophores et les diplogamètes des Ascomycètes : *les gamètes ont émigré des gamétanges exactement comme les spores émigraient des sporanges pour devenir des conidies.*

Il existe cependant une légère différence : tandis que les sporanges qui se ramifiaient en conidiophores perdaient rapidement leurs formes primitives, les gamétanges qui ont fourni les gamétophores ont laissé çà et là des vestiges très apparents.

Un certain nombre d'auteurs ont confondu ces vestiges avec des organes fonctionnels : ils se sont complus à vouloir retrouver à ce stade une fécondation qui avait été reportée plus loin au stade des fusions nucléaires s'effectuant dans les diplogamètes.

Dans le cas où une perforation a persisté, ce qui est rare, entre ces vestiges des anciens gamétanges, plusieurs ont pensé qu'il s'agissait encore d'une fécondation : en l'absence de toute fusion de noyaux, à ce stade, ils se sont cru autorisés à soutenir que la fécondation s'était trouvée scindée en deux étapes : l'une représentée par le mélange possible des protoplasmes à travers la perforation, et l'autre étape par la fusion nucléaire qui se produit à l'origine de l'asque.

Nous ne contesterons pas que cette opinion pouvait avoir

une certaine valeur, alors que l'on connaissait moins les caractères de la reproduction sexuelle : il ne saurait en être de même aujourd'hui.

En effet, examinons tout d'abord la reproduction asexuelle par sporanges : la spore endogène n'acquiert son caractère de spore qu'après la dernière division nucléaire : si ce sporange s'est transformé en conidiophore, cette dernière division ne sera effectuée qu'en dehors du renflement qui représentait autrefois le sporange ; les spores étant devenues exogènes, le renflement est un vestige de l'ancien sporange, *mais il n'a plus la valeur de sporange*. Et, dans les espèces qui possèdent des conidiophores, *il importe peu que les vestiges de l'ancien sporange existent encore ou aient complètement disparu*.

Il en est exactement de même, en ce qui concerne les vestiges des anciens gamétanges : les gamètes ne s'y forment plus ; comme les spores auxquelles ils correspondent, ces gamètes ont émigré et sont devenus exogènes ; leur caractère de gamètes sur le gamétophore n'est acquis qu'après la dernière division nucléaire, celle qui précède la fusion et la fécondation par conséquent : *comme ces gamètes sont réunis par deux dans la même cellule, nous les avons désignés du nom de diplogamètes*.

Lorsqu'il existe encore des vestiges des sporanges et des gamétanges, ces organes ne sont donc plus des organes reproducteurs : *leur intérieur ne renferme ni spores, ni gamètes : la différenciation en conidies ou en gamètes n'est réalisée que sur le conidiophore ou le gamétophore. Aussi il importe peu, dans la reproduction sexuelle des Ascomycètes, que les vestiges des anciens gamétanges existent encore ou aient complètement disparu*.

C'est faute d'avoir fait cette distinction que bon nombre d'auteurs parlent encore d'une fécondation entre ces vestiges de gamétanges.

Cette idée était juste, tant que l'on a pu croire à l'exis-

tence des fusions nucléaires signalées par Harper à l'intérieur de l'ascogone, chez le *Sphaerotheca Castagnei* et le *Pyronema confluens* : mais après nos recherches et celles d'un certain nombre d'auteurs, il est démontré qu'aucune fusion de ce genre n'existe dans l'ascogone.

Il est donc impossible de parler de fécondation nucléaire au niveau de ces vestiges de gamétanges : son existence, si elle avait été prouvée, aurait placé quelques rares Ascomycètes dans un cas bien singulier : celui d'une fécondation normale dans les gamétanges, coexistant avec une fécondation supplémentaire s'effectuant à l'origine de l'asque : dans la grande majorité des espèces, la première aurait disparu pour laisser place seulement à la seconde.

De plus, le *cycle du développement des Ascomycètes à double fécondation aurait nécessairement présenté, soit deux réductions chromatiques successives, soit un stade à 2* n *chromosomes, suivi d'un autre stade à 4* n *chromosomes.*

Si cette opinion ne rencontre plus guère de défenseurs, il en est une autre qui a tenté de s'y substituer : elle a son point de départ dans un mémoire de Claussen sur le *Pyronema confluens* (1) : on admet bien avec nous que la fécondation nucléaire se produit à l'origine de l'asque : mais on suppose que les noyaux qui se fusionnent par paires proviennent, après un nombre plus ou moins grand de divisions, les uns de l'anthéridie, les autres de l'oogone.

La fécondation serait alors réalisée en deux étapes : il se produirait entre les gamétanges une sorte de fécondation protoplasmique, et celle-ci serait suivie, à échéance plus ou moins longue, par la fécondation nucléaire à l'origine de l'asque ; pour cette fécondation protoplasmique, il ne serait même pas nécessaire qu'il y ait passage des noyaux de l'anthéridie dans l'oogone : la présence d'une communication

(1) Claussen : *Zur. Ent. der Ascomyceten* : *Pyronema confluens* (Zeitschr. Bot., Bd. IV, 1912).

que l'on sait exister d'une façon certaine entre vestiges de gamétanges chez certaines espèces (*Penicillium*, etc.), suffirait à assurer cette première fécondation.

Qu'on veuille bien se reporter à notre mémoire sur l'origine du périthèce chez les Ascomycètes, on se rendra compte que ce prétendu passage de noyaux n'existe pas : nous avons, en effet, assisté, un grand nombre de fois, à la dégénérescence des noyaux du trophogone dans le *Pyronema* ; rencontrerait-on ce passage, par la suite, chez une ou deux espèces, que cela ne changerait en rien le caractère de la reproduction sexuelle des Ascomycètes.

En effet, considérons d'abord la reproduction asexuelle : nous n'avons pas à nous occuper si la conidie et le conidiophore sont encore en relation avec un ancien sporange : *l'élément asexuel, la conidie, n'est plus caractérisée que sur le conidiophore qui lui donne naissance.*

De même, dans la reproduction sexuelle, quelles que soient l'origine du gamétophore et ses relations avec les anciens gamétanges, *l'élément gamète, devenu ici diplogamète, n'est plus caractérisé que sur le gamétophore qui lui donne naissance.*

Reportons-nous, pour plus de certitude, aux gamétanges des Siphomycètes : leurs gamètes, dans la plupart des cas, ne sont plus mis en liberté dans le milieu extérieur, en vue d'une copulation éventuelle par deux, pour former l'œuf ; ces gamètes ne sont même plus individualisés : ils restent à l'état d'énergides sexuels, soit chez les Péronosporées soit chez les Mucorinées.

Lorsque la perforation s'établit entre oogone et anthéridie ou entre gamétanges, les gamètes n'existent pas encore : les noyaux des gamétanges doivent au préalable subir une ou peut-être même deux divisions nucléaires ; *on ne peut parler de fécondation qu'après la dernière division nucléaire, celle qui donne naissance aux énergides sexuels* ; la fusion de ceux-ci, et par conséquent la fécondation ne

sera indiquée que par l'union de leurs noyaux en noyaux doubles de fécondation.

Donc, en admettant l'hypothèse d'une fécondation protoplasmique, nous sommes dans l'impossibilité d'en fixer la place : *il serait en tout cas plus vraisemblable de la situer au moment de l'union des noyaux que de la placer avant les divisions nucléaires qui ont précédé la fécondation.*

En reportant ces données aux Ascomycètes, on voit que ni la perforation, ni le passage de protoplasma et de noyaux d'un organe dans l'autre, ne permettent de séparer la fécondation protoplasmique de la fécondation nucléaire : *si on admet par simple hypothèse une fécondation protoplasmique, il est plus vraisemblable de la placer dans les diplogamètes au niveau de la fécondation nucléaire que de la situer au niveau des fusions cellulaires.*

On se rend compte maintenant pourquoi il est indifférent à la sexualité des Ascomycètes que le tronçon binucléé du gamétophore qui donne naissance aux diplogamètes soit plus ou moins long ; ses relations avec les anciens gamétanges n'ont aucune importance quand elles existent, ce qui est rare d'ailleurs ; son origine peut être quelconque, ainsi que la chose a été démontrée.

Aussi avons-nous pu résumer le schéma du développement d'un Ascomycète à diplogamètes de la façon suivante (1) :

1° *Reproduction asexuelle.* — Thalle ayant des conidiophores libres ou inclus dans des conceptacles : *relations certaines en phylogénie des conidiophores avec les sporanges ancestraux des Siphomycètes.*

2° *Reproduction sexuelle.* — Thalle portant des gamétophores à diplogamètes, inclus dans des périthèces : *relations certaines des gamétophores avec les gamétanges ancestraux des Siphomycètes ;* formation de l'œuf par les diplogamètes ; germination de l'œuf en asque.

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur l'origine du périthèce* (Le Botaniste, 10e série, *loc. cit.*, p. 383).

Comme la réduction chromatique se produit à la germination de l'œuf, *tout le thalle, sporophyte et gamétophyte, se développe avec la structure haploïde*, l'œuf seul possède la structure diploïde ; chez beaucoup d'espèces, le sporophyte et le gamétophyte ne sont pas nettement séparés ; on a un sporogamétophyte.

Au moment où nous établissions le schéma précédent pour les Ascomycètes, nous faisions remarquer qu'au point de vue de l'interprétation des faits, la question était moins avancée pour les Basidiomycètes ; malgré les lacunes, ajoutions-nous, « on peut cependant affirmer que les deux groupes ont suivi une évolution parallèle et qu'ils ont une commune origine ».

Nous allons reprendre le problème et essayer de l'élucider ; un élève de notre laboratoire, Mme Moreau, vient précisément de publier dans ce fascicule du *Botaniste*, une excellente étude histologique des Urédinées : on y trouvera une bibliographie étendue qui nous dispensera de longs développements ; cette étude complète d'une façon heureuse le mémoire fondamental de Sappin-Trouffy et les travaux de divers savants ; quelques-unes cependant des hypothèses envisagées sont peut-être de nature à compliquer encore cette question de la sexualité des Basidiomycètes et de leur développement.

La difficulté vient surtout du grand nombre d'interprétations qui ont été proposées : la comparaison avec les Ascomycètes n'a jamais été faite d'une façon sérieuse ; cette comparaison pourtant s'impose, et elle seule permet de s'orienter, en vue d'apporter les simplifications nécessaires.

Nous examinerons tout d'abord une théorie émise à propos des Urédinées par Vuillemin et Maire : elle consiste à considérer la mise en présence de deux noyaux dans une même cellule, à la base de l'écide, comme une sorte de fécondation comparable à la fusion de deux gamètes ;

cette cellule à deux noyaux constituerait un dikaryocyte que l'on retrouverait dans tout le tronçon binucléé qui s'étend jusqu'à la fécondation nucléaire : ce tronçon serait l'équivalent de la structure diploïde des Métazoaires et représenterait également le sporophyte des Phanérogames.

Pour soutenir ce point de vue avec une certaine vraisemblance, il a fallu invoquer une exception qui se rencontre chez les *Cyclops* et les *Crepidula* (1); après la fusion des gamètes, le noyau double de fécondation conserve plus ou moins longtemps ses chromosomes paternels et maternels en deux groupes associés ; il est même possible que ces chromosomes restent distincts jusqu'à la réduction chromatique ; nous touchons à la question de l'individualité des chromosomes qui sans doute ne sera pas résolue de sitôt dans un sens ou dans l'autre ; les savants auteurs de la théorie des dikaryons assimilent complètement ce noyau double de fécondation, qui conserve ses chromosomes paternels et maternels distincts, aux deux noyaux ordinaires complètement séparés qui se trouvent dans le tronçon binucléé des Urédinées.

Admettons un instant cette manière de voir et voyons jusqu'où elle nous conduirait dans ses conséquences : la fusion nucléaire ne se produirait en aucun cas réellement ni chez les animaux, ni chez les végétaux, au moment de la formation de l'œuf ; le noyau double de copulation à deux chromosomes, malgré les apparences de fusion, serait comparable dans toutes les cellules à deux noyaux complètement isolés et distincts ; la fécondation nucléaire qui sert de pivot à toute la reproduction sexuelle n'existerait pas, à moins qu'elle ne se produise au moment de la réduction chromatique ; la fécondation se ferait seulement entre les protoplasmes des gamètes sans qu'on sache en quoi elle consiste ; mais il y a plus : comme on ignore la nature de

(1) Consulter O. Hertwig : *Alljemeine Biologie*, 1909, p. 318.

cette fécondation protoplasmique, rien n'empêche de croire qu'elle est aussi retardée, comme la fécondation nucléaire elle-même, peut-être jusqu'à la réduction chromatique.

On arriverait de la sorte à placer la fécondation, chez les animaux, au stade de la réduction chromatique, au moment même où les gamètes vont prendre naissance.

La théorie qui place une fécondation à l'origine du tronçon binucléé des Urédinées, conduit à appliquer par extension la notion de fécondation à des phénomènes non comparables, puisque ce tronçon prend naissance de plusieurs façons très différentes : cette origine est surtout variable chez les Ascomycètes.

En ce qui concerne ces derniers, on sera fort embarrassé où placer la fécondation, car on aura le choix entre *la mise en communication des vestiges d'anciens gamétanges ou le début du tronçon binucléé, début qui varie d'ailleurs dans des espèces voisines comme situation et comme manière d'être.*

Cette théorie du dikaryon a encore le grave défaut, à part son caractère exceptionnel, d'assimiler des appareils de fructification, comme une téleutospore et son pédicelle dans le *Puccinia Buxi*, par exemple, à un stade déterminé, celui du sporophyte des Phanérogames ; dans l'un et l'autre cas, on aurait un stade à 2 *n* chromosomes ; ce stade de la diploplase n'aurait aucun rapport avec la morphologie de l'être, alors que nos recherches, exposées précédemment, sur l'origine de la sexualité, sa nature et ses conséquences, établissent nettement que la structure haploïde et la structure diploïde caractérisent des individualités différentes.

Cette théorie du dikaryon présente d'autres inconvénients qui, pour être moins graves, apparaissent cependant lorsqu'on veut l'étendre à d'autres exemples analogues ; si le dikaryon est caractérisé par l'existence de deux noyaux qui se divisent simultanément, nous serons fatalement entraînés à l'étendre aux organismes que nous avons désignés sous

le nom de Diplozoaires, puis aux organes reproducteurs renfermant de nombreux noyaux, comme les gamétanges de Mucorinées. Nos recherches et celles de M. Moreau ont montré que dans ces gamétanges, après leur union, il se produit une ou deux mitoses, avant la fusion des noyaux (1) ; il serait donc nécessaire, dans l'hypothèse précédente, de considérer l'intervalle qui existe entre la mise en communication des protoplasmes et des noyaux et la fusion de ces noyaux par paires, comme une phase spéciale analogue à la diplophase et par conséquent équivalente à la structure diploïde des Phanérogames.

Telles sont les raisons qui nous font écarter la théorie du dikaryon ; elle nous semble incompatible avec une vue d'ensemble sur la nature des phénomènes sexuels.

Nous éliminerons également, comme pour les Ascomycètes, l'opinion qui considère les spermogonies des Urédinées comme des conceptacles mâles donnant naissance à des spermaties ayant la valeur d'anthérozoïdes.

Cette théorie, dans laquelle le trichogyne d'un ascogone serait fécondé par une spermatie, au même titre que le trichogyne d'une Floridée, remonte loin dans le passé : elle s'appliquerait aux Lichens, à un certain nombre d'Ascomycètes et aussi à quelques Basidiomycètes.

Il n'entre pas dans notre intention de reproduire ici tous les arguments qu'on a fournis en vue de soutenir ou en vue de combattre cette théorie (2) : ses plus ardents défenseurs en sont réduits à convenir que les spermogonies ne sont plus fonctionnelles ; que ces conceptacles, avec les spermaties qu'ils renferment, sont des organes désuets, qu'ils sont remplacés par d'autres organes ou par d'autres dispo-

(1) F. Moreau : *Recherches sur la reproduction des Mucorinées et de quelques autres Thallophytes* (Le Botaniste, 13e série, 1913).

(2) Consulter B. O. Dodge : *The morphological relationships of the Floridae and the Ascomycetes* (Bull. Torrey, Bot. Club, 1914) avec bibliographie spéciale.

sitions qui assurent actuellement la fécondation dans tous les groupes en question.

Personne, en effet, jusqu'ici, n'a pu mettre en évidence l'existence d'une fécondation réelle entre une spermatie et un ascogone ; il ne suffit pas de rencontrer une ou plusieurs spermaties au voisinage de l'ascogone, ou même au contact de son prolongement, pour parler de reproduction sexuelle ; on ne saurait même invoquer un chimiotactisme positif, alors même que son existence serait démontrée : les filaments recouvrants qui entourent un ascogone pour former un périthèce sont certainement attirés par un chimiotactisme positif, et, cependant, ils n'ont aucun caractère sexuel ; on pourrait multiplier les exemples de ce genre. L'existence d'une fécondation exige la réunion de deux gamètes avec fusion nucléaire et formation d'un œuf.

Il suffit de jeter un coup d'œil sur le simple prolongement de l'ascogone, désigné sous le nom de trichogyne, dans le *Collema microphyllum*, le *Collema pulposum*, le *Physma compactum*, l'*Ascobobus carbonarius*, pour constater qu'une telle fécondation est tout simplement impossible : le trichogyne, au lieu de présenter *une structure adaptée à la transmission d'un ou plusieurs gamètes mâles, possède au contraire une structure qui présente un obstacle infranchissable au cheminement de la spermatie ;* le *gamète mâle, pour atteindre un gamète femelle de nature inconnue,* aurait à traverser dix ou douze cloisons avant d'arriver aux cellules centrales de l'ascogone : ce gamète devrait *se frayer un passage, sans perdre ses caractères, au travers d'un même nombre de cellules stériles remplies de protoplasma et renfermant souvent de nombreux noyaux* : une nouvelle difficulté surgit finalement lorsqu'il s'agit de préciser dans l'ascogone la position des gamètes femelles.

Ces exemples, en particulier celui du *Collema pulposum*, sont pourtant ceux qui sont invoqués pour soutenir la nature mâle des spermaties et l'équivalence morphologique du

trichogyne des Ascomycètes avec celui des Floridées.

Aussi n'est-il pas étonnant que parmi les partisans de cette théorie, la plupart considèrent que les spermogonies ne sont plus fonctionnelles.

On serait alors en présence, chez les Ascomycètes, d'organes mâles désuets de deux sortes : les uns, dont l'existence est indiscutable, ressemblent encore aux anciens gamétanges mâles des Siphomycètes : les autres auraient pris le caractère de spermogonies ou de spermatiophores : *réduite à cette simple expression, cette opinion ne change rien à la signification de la reproduction sexuelle des Ascomycètes*, telle que nous l'avons exposée : nous pourrions donc nous abstenir de la discuter ; mais puisqu'elle nous paraît inexacte, mieux vaut en fournir tout de suite les raisons.

La descendance des Ascomycètes aux dépens des Siphomycètes, d'après ce que nous avons vu (1), s'appuie sur les preuves les plus sérieuses : il résulte de là que les spermogonies et les spermaties, s'il s'agissait d'organes mâles, devraient se rattacher plus ou moins directement aux gamétanges mâles des Siphomycètes.

Les Ascomycètes comprennent deux groupes : celui des Gamétangiées et celui des Gamétophorées qui représentent deux rameaux différents dans l'évolution : dans le premier, les gamétanges mâles et femelles existent encore et fonctionnent : ces organes, à la rigueur, auraient pu se transformer en spermatiophores : mais ce groupe des Gamétangiées est sur une ligne d'évolution, indépendante de celle des Gamétophorées, et on n'y rencontre jamais d'ascogones.

Dans le groupe des Gamétophorées, dans lequel existent çà et là des spermogonies, les gamétanges mâles et femelles n'ont jamais fonctionné ; leur rôle immédiat dans la fécondation, c'est-à-dire la formation des gamètes à leur intérieur, a cessé dès le début de la constitution du groupe ; nous

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur le développement du périthèce, loc. cit.*

avons assisté à la transformation qu'ils ont subie et à leur disparition ; nous avons même constaté que le gamétophore, donnant naissance aux diplogamètes, pouvait provenir indifféremment de la pseudo-anthéridie ou du pseudo-gamétange ; on peut bien affirmer, dans ces conditions, semble-t-il, qu'un second appareil mâle, bien évolué, bien constitué et *complètement inutile d'ailleurs*, n'a pu prendre naissance aux dépens d'anciens gamétanges non fonctionnels, alors que la fécondation était partout assurée au moyen des diplogamètes.

De plus, quoi qu'on dise, la nature mâle des spermaties ne se concilierait guère avec les cas de germination qui ont été observés : on n'a rien signalé de pareil, à notre connaissance, pour les spermaties des Floridées.

Les difficultés s'accumulent lorsqu'il s'agit des spermogonies des Urédinées qui sont des Champignons basidiomycètes ; comme il n'existe pas d'ascogone dans cette famille, Mme Moreau émet l'hypothèse que les spermaties des Urédinées fécondaient autrefois des gamètes femelles, qu'elle désigne sous le nom de préécidiospores, et qui seraient devenues actuellement, comme les spermaties, sans objet ; la reproduction sexuelle des Urédinées aurait franchi, à partir des ancêtres à gamétanges, les trois étapes suivantes : une gamétangie, une mérogamie, une autogamie (1).

L'idée, en elle-même, est intéressante : toutefois elle est susceptible, en ce qui concerne l'évolution des spermogonies comme organes mâles, des mêmes critiques que celles qui s'appliquent aux Ascomycètes.

Les choses se sont passées probablement d'une manière beaucoup plus simple : les Urédinées, comme les Gamétophorées, n'ont jamais montré ni gamétangie, ni mérogamie ; dès le début de la formation du groupe,

(1) Mme Moreau : *Les phénomènes de la sexualité chez les Urédinées* (Le Botaniste, 13e série, p. 262).

les gamétanges ont cessé de fournir les gamètes : ceux-ci n'ont pris leurs caractères qu'après un nombre de divisions nucléaires plus ou moins grand, dans les diplogamètes.

Chez les Urédinées, comme chez les Ascomycètes, les traces de cette transformation existent encore chez certaines espèces : on ne saurait guère interpréter autrement, en effet, les phénomènes qui ont été rencontrés à la base de l'écide et qui accompagnent la formation du gamétophore à diplogamètes.

On sait que notre élève Sappin-Trouffy, dans une thèse extrêmement remarquable, a établi le cycle complet de l'évolution nucléaire chez les Urédinées : *cellules à un seul noyau dans le mycélium, les spermogonies, les spermaties jusqu'à la base de l'écide : cellules binucléées à partir de la base de l'écide, jusqu'à la téleutospore à l'intérieur de laquelle la fécondation est réalisée : germination de l'œuf avec réduction chromatique.*

En recherchant à la base de l'écide, à l'endroit indiqué par Sappin-Trouffy, la manière dont naissent les cellules binucléées, plusieurs savants, Blackman, Christman, etc., ont fait des constatations extrêmement intéressantes : à la base des écides existe un groupement de cellules associées par paires ; entre les deux cellules contiguës, une perforation s'établit, ou bien la cloison mitoyenne disparaît, et il se forme ainsi des cellules à deux noyaux qui conserveront cette structure dans le reste du développement.

Or, si nous nous reportons aux Ascomycètes, nous voyons qu'il existe fréquemment, à la base du périthèce, de semblables groupements entre les vestiges de gamétanges : *Ascodesmis Pyronema,* etc. : en associant ainsi ceux des Erysiphées à la base d'un périthèce, la ressemblance avec les Urédinées serait frappante.

On arrive ainsi à penser tout naturellement que ces

1) Sappin-Trouffy : *loc. cit.*

cellules associées par deux chez certaines Urédinées correspondent à des vestiges d'anciens gamétanges monospores; leur nature particulière serait due à la structure uninucléée du thalle.

La conviction s'impose presque d'une telle assimilation en effet, chez les Urédinées, comme chez les Ascomycètes, la formation du gamétophore et des diplogamètes est en relation directe avec ces organes : *c'est là un point dont on ne saurait trop souligner l'importance dans l'histoire de la phylogénie de la sexualité chez les Champignons supérieurs*.

En effet, si le gamétophore et les diplogamètes ont pu ensuite naître de façon très variable, chez les Ascomycètes et les Basidiomycètes, ce sont les relations que ces organes ont conservées, dans certaines espèces, avec les anciens gamétanges, qui ont permis de comprendre l'évolution de la sexualité elle-même.

Chez les Urédinées, les deux cellules en présence n'ont plus le caractère de gamétanges monospores ; les gamètes ne s'y forment plus ; la cellule possédant deux noyaux qui provient de la destruction ou de la perforation de la paroi mitoyenne, va simplement contribuer à la formation du gamétophore et des diplogamètes : il ne s'agit plus d'un acte sexuel dans la formation de cette cellule binucléée, origine du gamétophore, car cette cellule peut naître tout autrement et aucune fusion nucléaire ne s'y produit.

La question de la sexualité des Urédinées se trouve ainsi simplifiée : *elle se réduit à une autogamie dont l'origine est la même que celle des Ascomycètes.*

Le développement des Urédinées qui paraît si complexe, si différent des autres, lorsqu'on s'appuie sur la nature mâle des spermogonies, va pouvoir rentrer facilement dans le cycle ordinaire des autres Champignons si l'on considère les spermaties comme de simples conidies nées sur des conidiophores : la germination par bourgeonnement ou par

production de filaments mycéliens autorise complètement cette assimilation.

Cette germination des spermaties a été obtenue par Cornu (1876), Plowright (1889), Brefeld (1881), Carleton (1903), Sappin-Trouffy (1895) (1).

Dans une comparaison avec les Ascomycètes, on choisira une Urédinée, à développement primitif, ne présentant qu'un stade de reproduction asexuelle, auquel succède le stade de reproduction sexuelle ; lorsqu'on veut, en effet, élucider un cycle de développement chez les Algues et les Champignons, il est nécessaire de se reporter à la formule fondamentale suivante qui résulte, nous l'avons vu, de l'origine même de la sexualité.

Sporophyte + Gamétophyte + œuf.

Nous prendrons une espèce semblable au *Puccinia Buxi*, mais dont on connaîtrait les spermogonies, ou bien encore une forme, comme le *Coema nitens*, ou peut-être certains *Endophyllum* (2).

La formule devient :

Sporophyte, spermogonies + Gamétophyte, téleutosore + œuf

ou

Sporophyte, spermogonies + Gamétophyte, écidies + œuf.

Le thalle dans le sporophyte et le gamétophyte est formé par des cellules à un seul noyau ; ce thalle, comme chez beaucoup d'Ascomycètes, peut être un sporogamétophyte, c'est-à-dire que le même thalle peut porter successivement les conidiophores et les gamétophores.

(1) Consulter René Maire : *La Biologie des Urédinales*, *loc. cit.*, p. 128-129.

(2) Consulter O. Kunkel *Nuclear Behavior in the promycelia of Cœoma nitens* (American Journal of Botany, 1914).

Le gamétophore, dans le *Puccinia Buxi*, par exemple, selon les observations de Mme Moreau, est binucléé ; il est inséré sur la paire de pseudogamétanges qui fournit les deux noyaux ; ces deux noyaux subissent une ou deux divisions seulement, avant de fournir les deux noyaux des diplogamètes de la téleutospore : la fécondation nucléaire se produit dans les diplogamètes pour donner un œuf à $2n$ chromosomes : la réduction chromatique accompagne la germination de l'œuf.

Le cycle du développement est donc *exactement comparable à celui d'un Asçomycète : il se fait avec la structure haploïde : l'œuf seul montre la structure diploïde.*

Nous avons ainsi :

$$\overset{n}{\text{Sporophyte}} \quad \overset{n}{\text{Conidiophores}} + \overset{n}{\text{Gamétophyte}} \quad \overset{n}{\text{Gamétophore}}$$

$$\overset{n}{\text{Diplogamètes}} + \overset{2n}{\text{Œuf.}}$$

Le tronçon binucléé, dans ces conditions, possède exactement la même valeur que chez les Ascomycètes : il est en relation, mais un peu plus étroite, avec les vestiges des anciens gamétanges : c'est un gamétophore, un appareil de fructification par conséquent ; il est l'équivalent, comme chez les Ascomycètes, du conidiophore : il fournit des diplogamètes, comme le conidiophore produit des conidies.

Cette ressemblance entre le cycle du développement d'un Ascomycète et celui d'une Urédinée nous semble tout à fait indiscutable.

La mise en communication des deux cellules basilaires du gamétophore ne possède plus la signification d'une fécondation : l'élément gamète, comme chez les Ascomycètes, n'est plus caractérisé qu'après la dernière division nucléaire, celle qui donne naissance aux diplogamètes et qui est suivie de la fécondation dans la téleutospore ; les phéno-

mènes, nous ne saurions trop le répéter, sont exactement concordants.

La comparaison avec les gamétanges des Mucorinées est aussi vraie que pour les Ascomycètes. La fécondation n'existe pas entre les gamétanges d'un *Mucor*, par le fait que la cloison qui les sépare disparaît et que les protoplasmes viennent au contact : les énergides sexuels ne sont spécialisés qu'après *la dernière division nucléaire*, celle qui précède immédiatement *la fusion des noyaux en noyaux doubles de copulation* (1) ; si ces divisions nucléaires s'effectuaient à l'extérieur des gamétanges, si les énergides sexuels étaient ainsi devenus exogènes, comme pour la téleutospore, on n'aurait aucune raison de parler de fécondation dans les gamétanges, puisque ceux-ci ne renfermeraient plus de gamètes ; exactement, comme les anciens sporanges, transformés en conidiophores, ne renferment plus de spores.

Si on voulait cependant maintenir, sans la préciser, puisque nous en ignorons les caractères, l'idée de fécondation par protoplasmes, il serait beaucoup moins logique de la situer dans un organe qui ne contient plus de gamètes, que dans la téleutospore qui porte les diplogamètes.

Ce qui montre bien, par ailleurs, que cette prétendue fécondation protoplasmique n'existe pas entre les vestiges de gamétanges, c'est que chez les Ascomycètes, et aussi à un degré moindre chez les Urédinées, *l'origine du gamétophore varie, bien que le résultat final soit toujours le même :* en reproduction asexuelle, on aboutit de façon variable à la conidie ; en reproduction sexuelle, on arrive de diverses manières à la formation des diplogamètes ; en particulier l'origine du tronçon binucléé tantôt se confond avec la nais-

(1) Cette dernière remarque est rigoureusement applicable à la fécondation chez les Diatomées (*Navicula viridula, Cocconeis Placentula*, etc.).

*

sance même du gamétophore et tantôt s'en éloigne plus ou moins.

Le schéma du développement des Basidiomycètes est donc calqué sur celui des Ascomycètes.

1° Reproduction asexuelle. *Thalle ayant des conidiophores libres ou inclus dans des conceptacles.*

2° Reproduction sexuelle. *Thalle portant des gamétophores à diplogamètes, inclus dans des appareils ou situés à leur surface : téleutosores, carpophores, etc. ; les relations phylogénétiques de ces gamétophores avec les gamétanges ancestraux n'ont laissé que peu de traces, ce qui tient probablement pour une grande part à la structure uninucléée du thalle : formation de l'œuf par les diplogamètes ; germination de l'œuf en un conidiophore.*

La réduction chromatique a lieu comme chez les Ascomycètes à la germination de l'œuf : tout le développement se fait avec la structure haploïde ; l'œuf seul possède la structure diploïde.

La famille des Urédinées présente dans un grand nombre d'espèces une complication du développement extrêmement intéressante : on rencontre des écides et des urédosores qui sont intercalés dans le cycle ordinaire tel que nous venons de l'établir.

Nous pensons qu'il convient de considérer ces deux sortes d'appareils, écides et urédosores, comme des gamétophores de valeur égale aux téleutosores, mais dont les diplogamètes sont restés parthénogénétiques ; la parthénogénèse de ces diplogamètes, écidiospores et urédospores, serait due à la vigueur de la nutrition, sur la plante hospitalière, ce qui aurait empêché la fécondation nucléaire de s'effectuer : *cette parthénogénèse aurait ainsi introduit, chez nombre d'espèces, dans le cycle du développement plusieurs générations parthénogénétiques à thalle binucléé.*

Les caractères particuliers de cette parthénogénèse sont dus à l'autogamie, c'est-à-dire à l'existence de deux énergides

sexuels dans la même cellule : on en retrouvera peut-être des exemples par ailleurs. Pour mieux la comprendre, supposons que dans l'*Anthophysa vegetans* les deux énergides sexuels, au lieu de s'unir par fusion nucléaire, pour donner un œuf, continuent à rester séparés, pendant un nombre de générations variables : *on aura ainsi des individus parthénogénétiques d'une nature spéciale possédant deux noyaux* : *si cette parthénogénèse se produisait d'une manière constante, le phénomène tendrait à prendre un caractère végétatif.*

On rencontre également chez les Urédinées une parthénogénèse ordinaire : du moins c'est ainsi que nous interprétons le cas unique jusqu'ici et par suite extrêmement intéressant signalé par Mme Moreau, de l'*Endophyllum uninucleatum*, qui ne forme à aucun moment de diplogamètes (1) : cette parthénogénèse ordinaire peut être obtenue également par la dégénérescence d'un noyau dans les diplogamètes : cette disparition du second noyau s'observe, selon Maire, dans les écidiospores de l'*Endophyllum Valerianae-tuberosae*.

Des exemples analogues existent chez d'autres Basidiomycètes : les *Godfrinia*, en particulier, ne forment jamais de diplogamètes : les jeunes basides, selon Maire, ne renferment dans cette espèce qu'un noyau.

Beaucoup d'autres problèmes se posent en reproduction sexuelle : nous ne les aborderons pas aujourd'hui ; pour la plupart d'entre eux, la solution exige de nouvelles recherches et de nouvelles découvertes.

Notre intention, en rédigeant ce travail, a été de faire ressortir, comme nous la comprenions, l'admirable simplicité qui constitue l'essence même des phénomènes sexuels : une seule définition de la fécondation convient à tous les cas, soit chez les animaux, soit chez les végétaux.

La fécondation normale consiste dans l'union, en une seule

(1) Un second exemple de la même structure a été signalé récemment dans une autre espèce.

cellule — l'œuf — de deux gamètes qui sont des éléments complets; cette union n'est réalisée que par la fusion nucléaire : les noyaux qui se fusionnent apportent chacun un nombre n *de chromosomes qui est celui de l'espèce considérée : le noyau de l'œuf est donc un noyau double possédant 2* n *chromosomes : les gamètes sont le plus souvent spécialisés en spermatozoïde et oosphère ; mais ils peuvent être réduits à l'état d'énergides sexuels : la réduction chromatique qui se produit, soit à la germination de l'œuf, soit plus tard, n'en est pas modifiée.*

En ce qui concerne les Champignons, là où les difficultés semblaient inextricables, on se trouve finalement en face d'une conception extrêmement simple de la reproduction sexuelle.

Les Champignons inférieurs possèdent, comme les Algues inférieures, une reproduction sexuelle par gamétanges : chez beaucoup d'entre eux, Péronosporées, Mucorinées, les gamètes réduits à l'état d'énergides sexuels, se fusionnent soit dans le gamétange femelle, soit dans la zygospore.

Cette gamétangie a fait place chez les Champignons supérieurs à l'autophagie : *les gamétanges sont remplacés par des gamétophores à diplogamètes ; la fécondation s'opère entre les deux énergides sexuels des diplogamètes : il en résulte un œuf qui germe immédiatement en donnant des ascospores ou des basidiospores ; cette germination est accompagnée d'une réduction chromatique ordinaire.*

Les différents modes de formation du gamétophore à diplogamètes, n'ont d'intérêt que parce qu'ils permettent, dans quelques cas, de voir comment l'autophagie s'est substituée à la gamétangie primitive des Champignons inférieurs : ainsi se trouve établie la phylogénie de la sexualité.

Tout le développement, chez les Champignons, — sporophyte et gamétophyte — se fait avec la structure haploïde : le nombre de noyaux, renfermés dans une même cellule, n'a par lui-même aucune importance : le nombre de chromosomes contenus dans un même noyau seul importe : il n'existe

donc pas de stade diploïde, correspondant au sporophyte secondaire des Métaphytes.

Les Champignons constituaient le plus sérieux obstacle à la conception d'une reproduction sexuelle toujours la même, dans ses caractères essentiels, à tous les degrés du règne végétal et du règne animal : si cet exposé pouvait contribuer, comme nous l'espérons, à faire disparaître cet obstacle, notre but serait largement atteint

OUVRAGES GÉNÉRAUX A CONSULTER

Yves Delage : *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité*, Paris, 1895.

Yves Delage et M. Goldsmith : *La parthénogénèse naturelle et expérimentale*, Paris, 1913.

Wilson : *The Cell in Development and Inheritance*, London, 1897.

Oscar Hertwig : *Allgemeine Biologie*, Iéna, 1909.

P.-A. Dangeard : *Le Botaniste*, Volumes I-XIV, 1889-1915.

---

a

PLANCHE XV

Phragmidium subcorticium (Schrank) Winter.

Etude de la duplication des noyaux ; développement du cæoma.

Fig. 1. — Premiers débuts du développement du cæoma (gr. : 800).

Fig. 2. — Les cellules basales détachent chacune une cellule stérile à leur extrémité supérieure (gr. : 1200).

Fig. 3. — Formation de chaînes de cellules stériles entre deux cellules épidermiques (gr. : 1000).

Fig. 4. — Préécide (gr. : 1000).

Fig. 5. — Duplication des noyaux à la base du cæoma (gr. : 2000).

1.

2.

3.

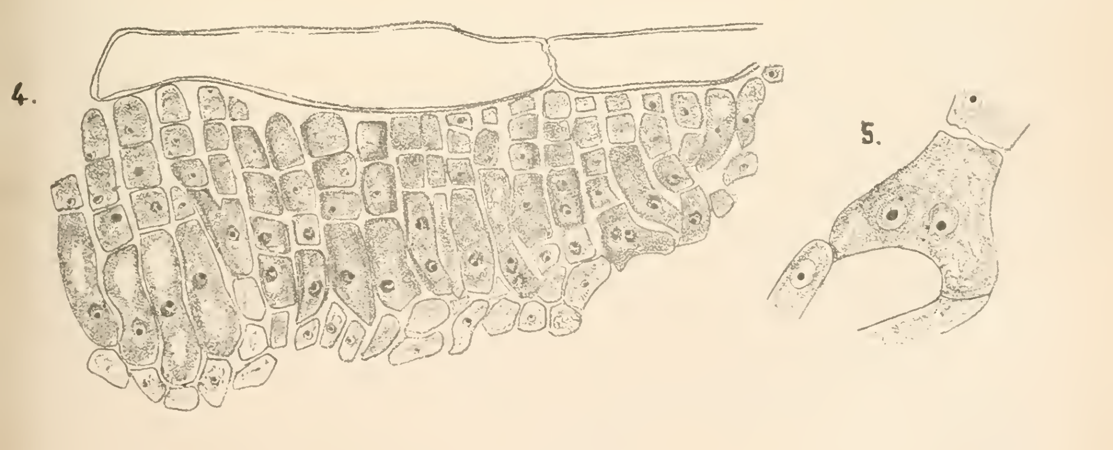


PLANCHE XVI

Phragmidium subcorticium (Schrank) Winter (gr. : 1700) (*Suite*).

Fig. 1. — Début de fusion de deux cellules basales.

Fig. 2. — La partie supérieure de la cloison mitoyenne a disparu.

Fig. 3-5. — Stades plus avancés de la fusion.

Fig. 6. — La cloison mitoyenne a complètement disparu.

Fig. 7. — Fusion de deux cellules basales dont une seule a détaché une cellule stérile.

Fig. 8, 9. — Fusions de deux cellules superposées.

Fig. 10. — Fusion d'une cellule basale et d'une cellule sous-jacente quelconque.

Fig. 11-14. — Vestiges de fusions cellulaires ; formation de la première cellule-mère d'écidiospore.

Fig. 15. — Vestiges de fusions cellulaires ; séparation de la première écidiospore et de sa cellule intercalaire.

Fig. 16. — Triple fusion cellulaire et cellule-mère trinucléée.

Fig. 17. — Les deux modes de formation de cellules binucléées réalisés dans deux cellules basales voisines.

Fig. 18. — Portion de sore encore jeune.

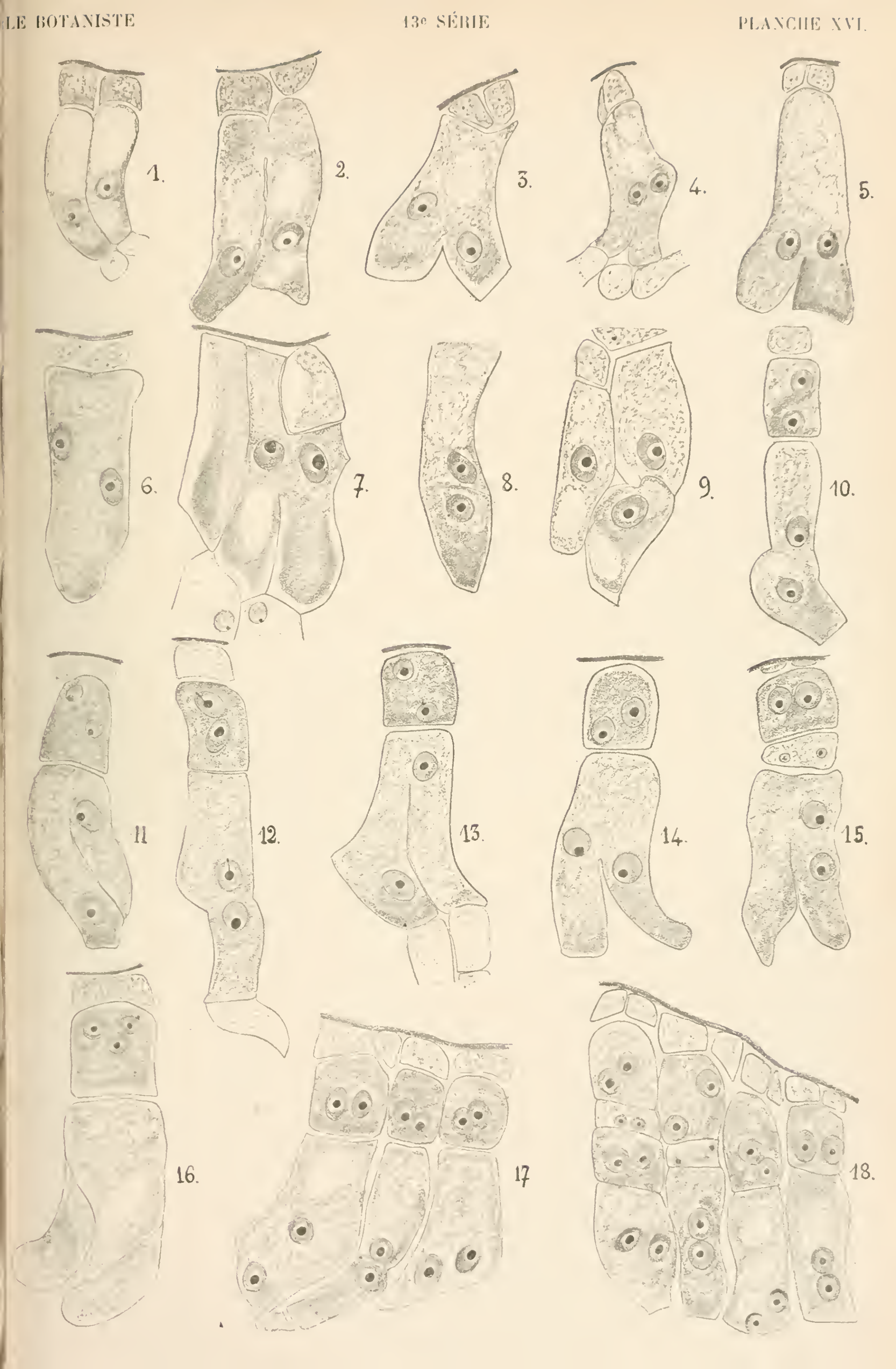

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11
12.
13.
14.
15.
16.
17
18.

PLANCHE XVII

Puccinia Violæ (Schum.) D. C. (gr. : 800).

Etude de la duplication des noyaux : développement de l'écidie.

Fig. 1. — Premier stade de la formation de l'écidie : différenciation du stroma sous-épidermique en deux portions, une portion supérieure stérile, une portion inférieure fertile.

Fig. 2. — Stade plus avancé ; les cellules supérieures de la région fertile s'allongent ; quelques-unes détachent des cellules stériles à leur extrémité supérieure.

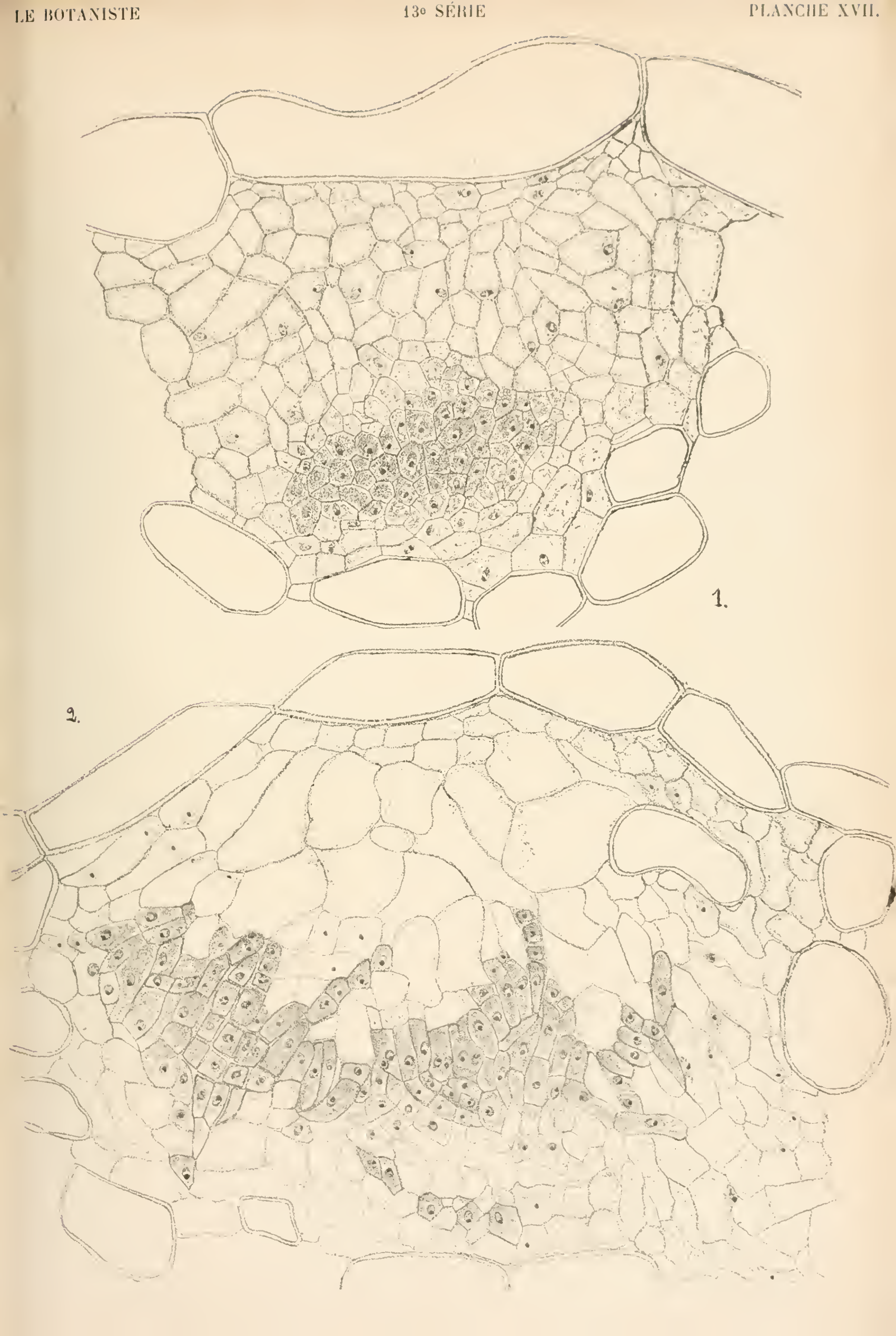

1.
2.

PLANCHE XVIII

Puccinia Violæ (Schum.) D. C. (*Suite*).

Fig. 1, 2. — Formations de cellules stériles (gr. : 800).

Fig. 3. — Une couche de cellules stériles surmonte la couche de cellules basales ; deux d'entre ces dernières sont fusionnées (gr. : 2000).

Fig. 4-9. — Fusions de deux cellules basales (gr. : 2000).

Fig. 10-12. — Vestiges de fusion cellulaire à la base de jeunes files écidiennes (fig. 10, gr. : 800 ; fig. 11, 12, gr. : 1000).

Fig. 13. — Formation de la partie supérieure du pseudo-péridium (gr. : 800).

Fig. 14. — Formation de la partie latérale du pseudo-péridium (gr. : 800).

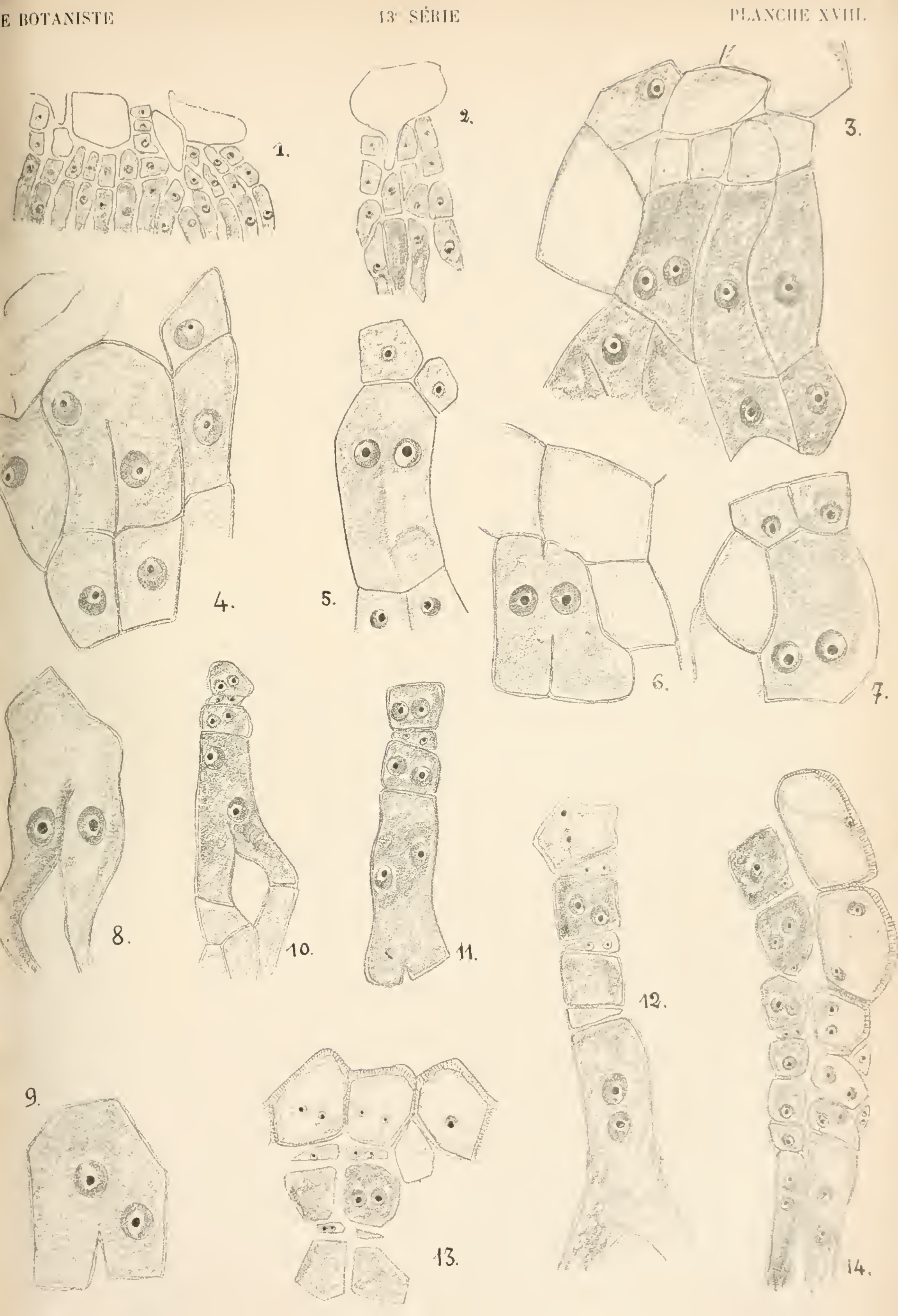

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.

PLANCHE XIX

Endophyllum Euphorbiæ (D. C.) Winter var. *uninucleatum* (gr. : 800).

Etude d'une forme écidienne uninucléée.

Fig. 1. — Premiers débuts de la formation de l'écidie.
Fig. 2. — Stade plus avancé.

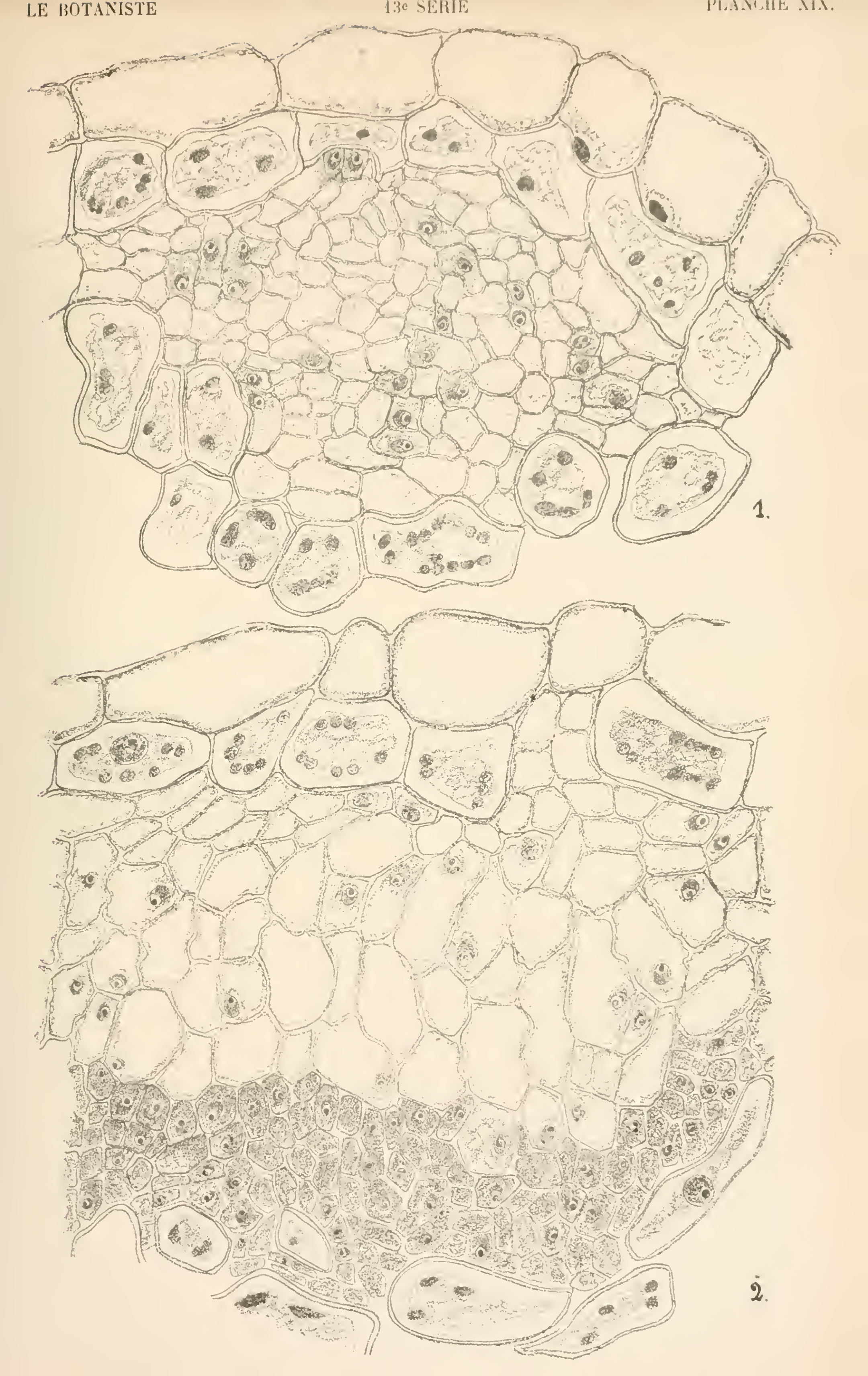

1.
2.

PLANCHE XX

Endophyllum Euphorbiæ (D. C.) Winter var. *uninucleatum* (gr. : 800) (*Suite*).

Fig. 1. — Les cellules supérieures de la couche profonde, fertile, s'allongent sans se fusionner.

Fig. 2. — Formation des premières cellules-mères d'écidiospores uninucléées.

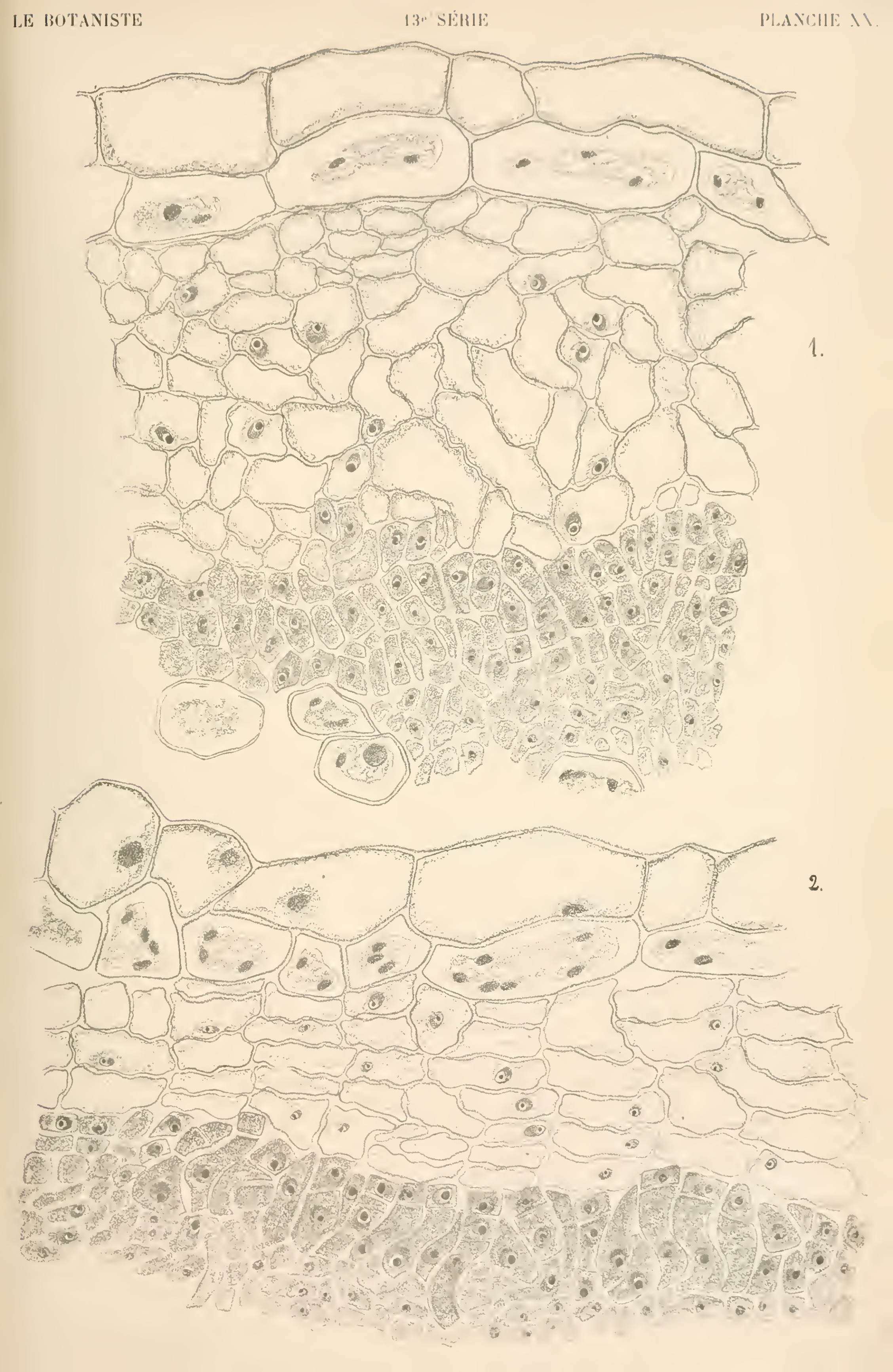

1.
2.

PLANCHE XXI

Endophyllum Euphorbiæ (D. C.) Winter var. *uninucleatum* (*Suite*).

Fig. 1. — Portion de sore développé, aux cellules uninucléées (gr. : 800).
Fig. 2. — Portion de pseudo-péridium (gr. : 800).
Fig. 3-5. — Mitoses dans les cellules-mères d'écidiospores (gr. : 1600).
Fig. 6. — Mitose dans une cellule basale (gr. : 1600).
Fig. 7. — Mycélium uninucléé à la base d'un sore âgé (gr. : 800).
Fig. 8. — Ecidiospores libres, uninucléées (gr. : 800).
Fig. 9. — Ecidiospores mûres (gr. : 800)
Fig. 10-15. — Germinations d'écidiospores.

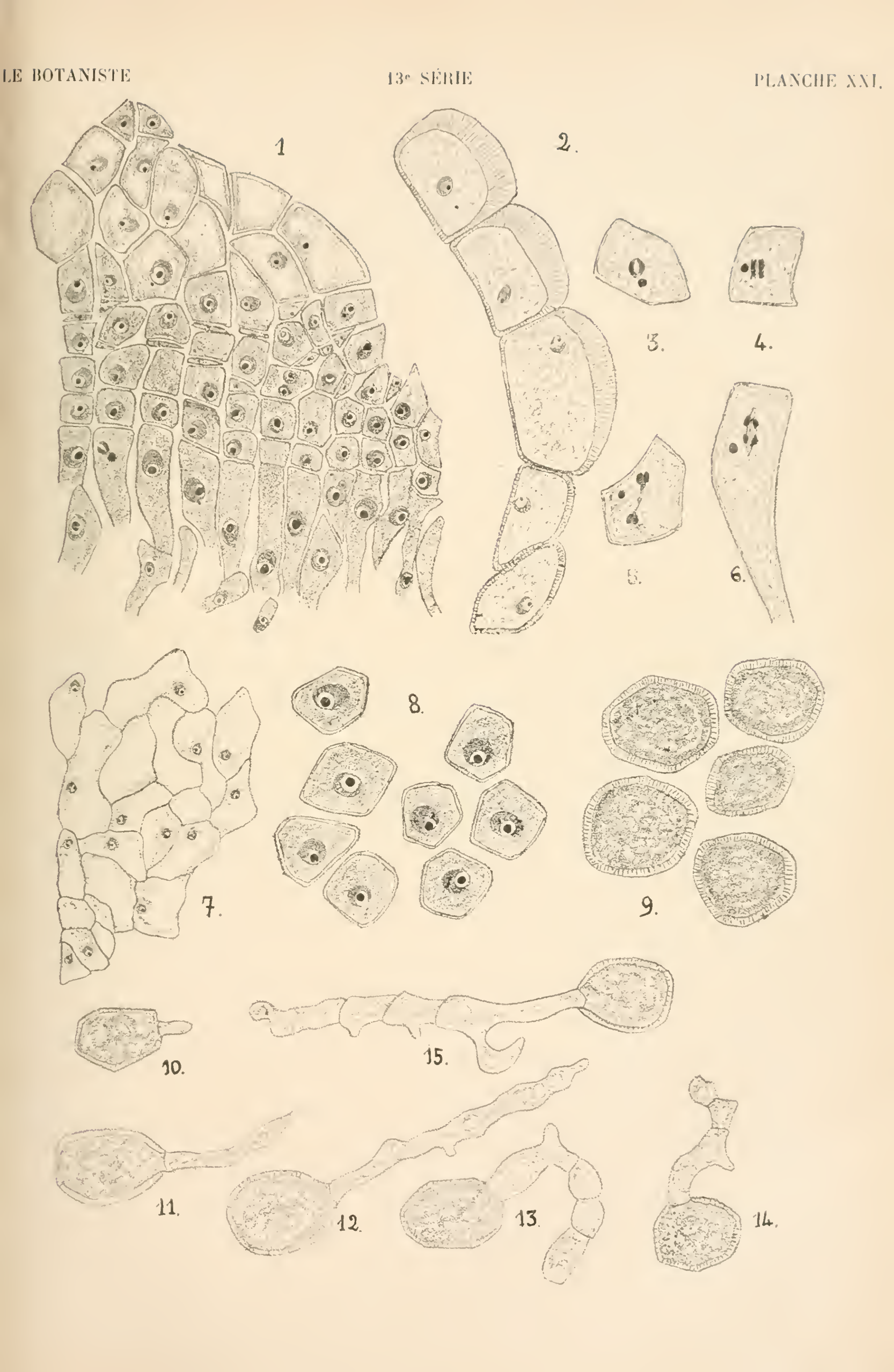

1
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.

PLANCHE XXII

Puccinia Malvacearum Mont. (gr. : 800).

Etude de la duplication des noyaux.

Fig. 1. — Cellules superficielles allongées d'un jeune téleutosore au moment de la duplication des noyaux.

Fig. 2-9. — Cytogamies.

Fig. 7-9. — Formation de chaînes de cellules binucléées.

Puccinia Buxi D. C. (gr. : 800).

Etude de la duplication des noyaux.

Fig. 10. — Mycélium intercellulaire uninucléé et suçoirs.

Fig. 11. — Cellules superficielles allongées d'un jeune téleutosore au moment de la duplication des noyaux.

Fig. 12-15. — Cytogamies.

Fig. 16. — Formation d'une chaîne de cellules binucléées.

Fig. 17. — Mitose dans une cellule-mère de téleutospore.

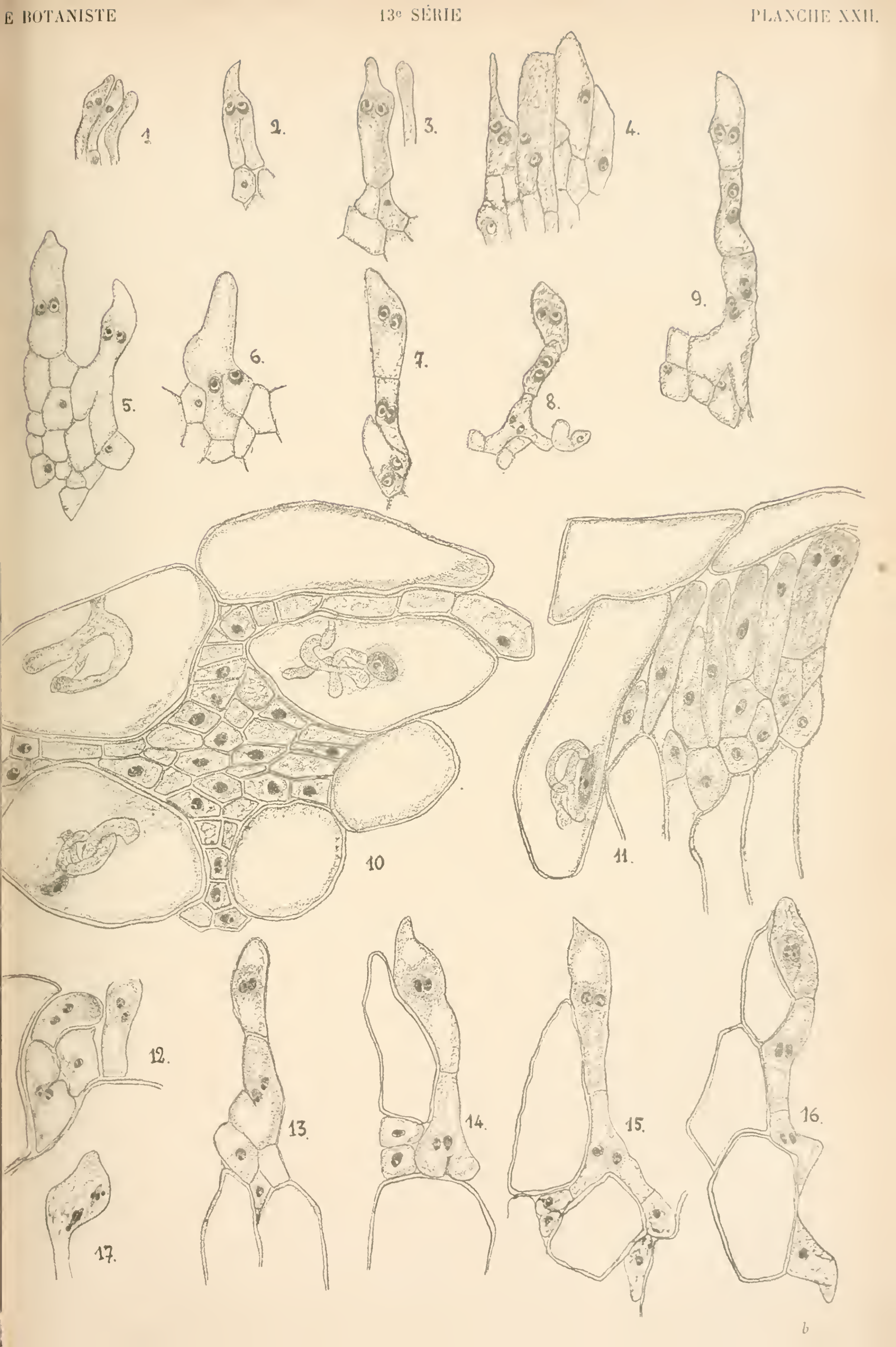

1
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
b

PLANCHE XXIII

Uromyces Ficariæ (Schum.) Winter (gr. : 800).

Etude de la duplication des noyaux.

Fig. 1. — Mycélium intercellulaire uninucléé et suçoir.
Fig. 2-4. — Cytogamies.
Fig. 5. — Naissance de deux téleutospores sur une même cellule binucléée.
Fig. 6. — Mycélium binucléé au voisinage des téleutospores.

Uromyces Scillarum (Grev.) Winter (gr. : 800).

Fig. 7-9. — Mycélium binucléé intercellulaire.
Fig. 10. — Début de la formation d'un téleutosore.
Fig. 11. — Stade plus avancé.

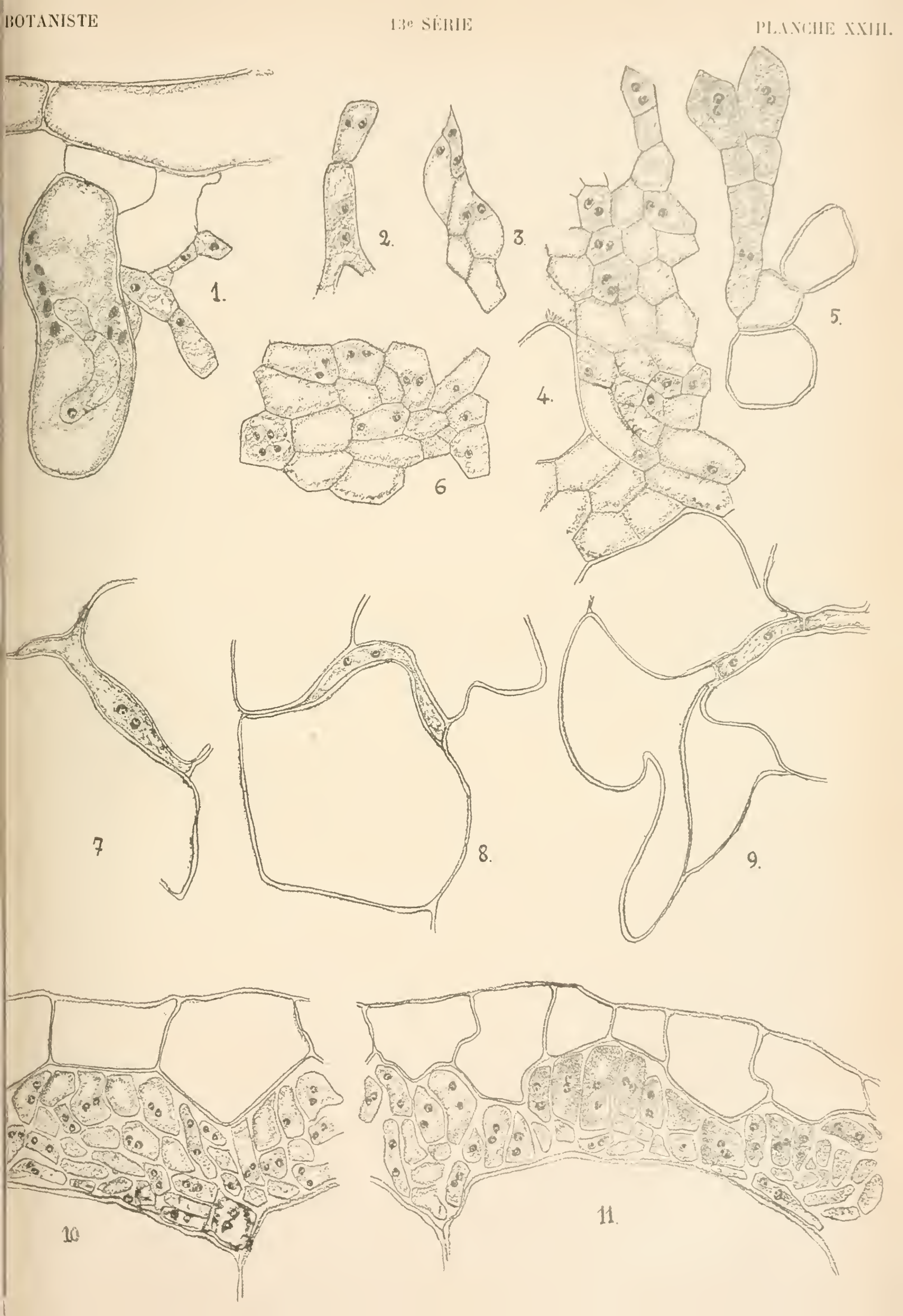

1.
2.
3.
4.
5.
6
7
8.
9.
10
11.

PLANCHE XXIV

Coleosporium Senecionis (Pers.) Fries.

I. Mitose somatique.

Fig. 1. — Jeunes cellules basales de la seconde forme écidienne (gr. : 800).

Fig. 2. — *Id.* Noyaux au repos. (gr : 1300).

Fig. 3-11. — Mitoses somatiques (division conjuguée) dans les cellules basales (gr. : 1300).

Fig. 12-16. — *Id.* dans les cellules-mères des écidiospores (gr. : 1300).

Fig. 17. — Formation d'une chaîne écidienne (gr. : 800).

II. Etude de la téleutospore.

Fig. 18. — Jeune téleutospore binucléée (gr. : 800).

Fig. 19. — Les deux noyaux sont au contact (gr. : 800).

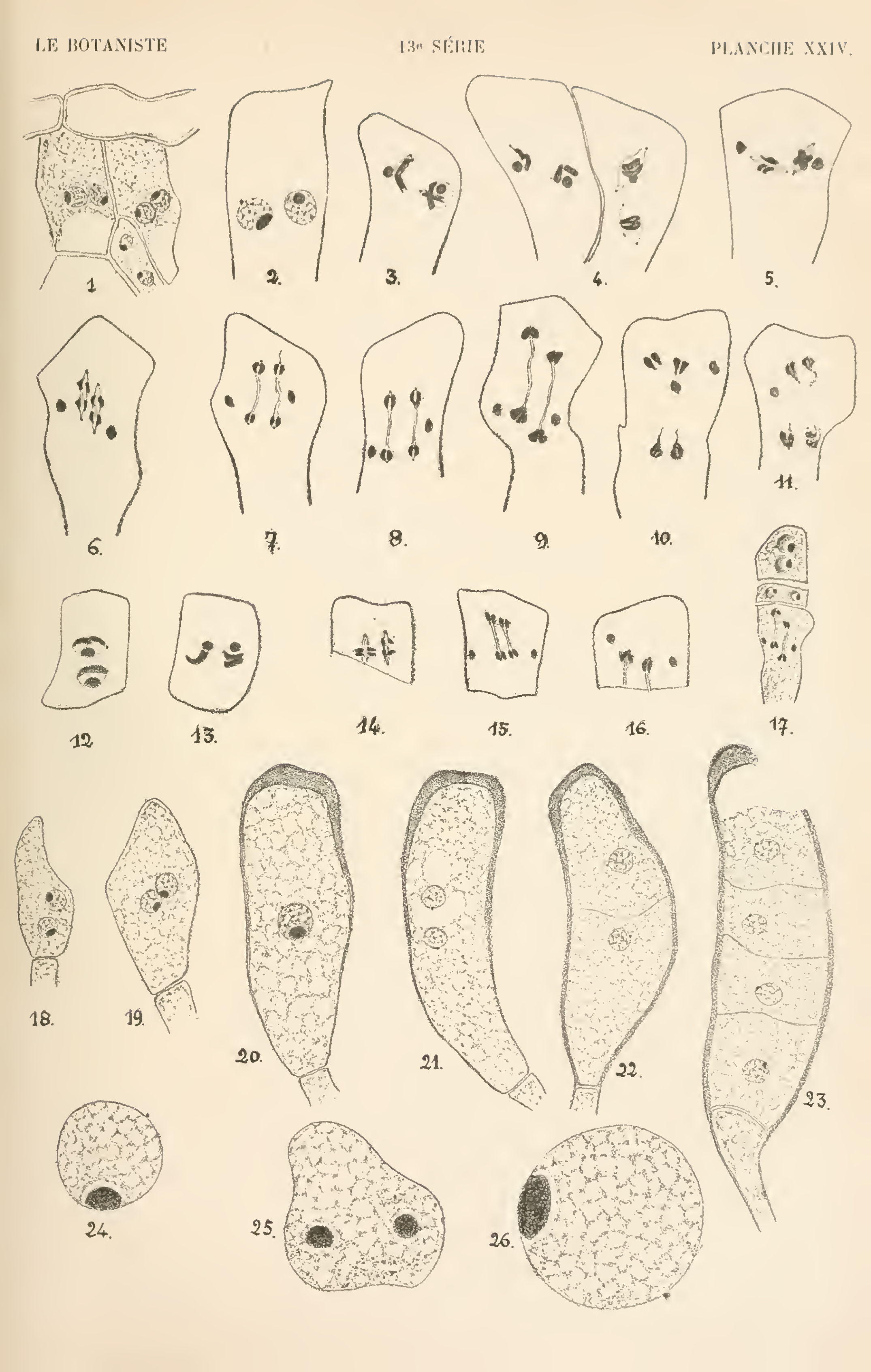
Fig. 20. — Téleutospore avec noyau de fusion (gr. : 800).

Fig. 21-23 — Stades successifs de la formation du promycélium interne (gr. : 800).

Fig. 24. — Un noyau de jeune téleutospore avant la fusion (gr. : 3000).

Fig. 25. — Fusion des deux noyaux dans la téleutospore (gr. : 3000).

Fig. 26. — Noyau de fusion (gr. : 3000).



1
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.

PLANCHE XXV

Coleosporium Senecionis (Pers.) Fries (gr. : 3000).

Etude de la réduction chromatique.

Prophase de la première mitose du noyau de fusion.

Fig. 1. — Transformation du réseau nucléaire en filaments minces.
Fig. 2, 3. — Noyaux à filaments minces (noyaux leptotènes).
Fig. 4, 5. — Noyaux à filaments minces appariés (noyaux zygotènes).
Fig. 6. — Spirème épais (noyau pachytène).
Fig. 7. — Déroulement du spirème épais.
Fig. 8,9. — Commencement du dédoublement longitudinal du spirème épais.
Fig. 10. — Spirème dédoublé (noyau strepsitène).
Fig. 11-13. — Stades successifs de la formation des chromosomes définitifs.
Fig. 14-16. — Chromosomes définitifs (diacinèse).

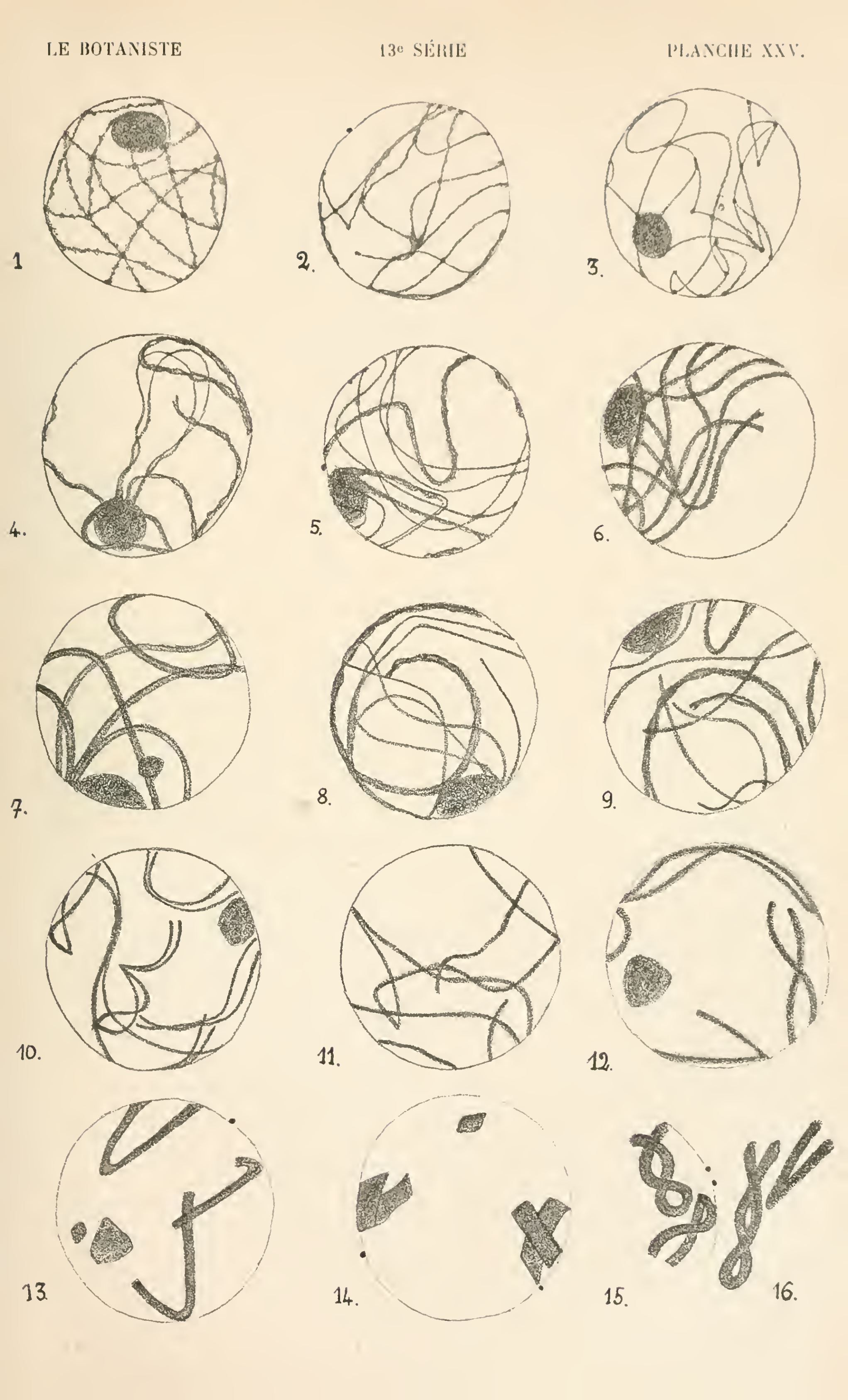

1
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.

PLANCHE XXVI

Coleosporium Senecionis (Pers.) Fries (gr. : 2400) (*Suite*).

Première mitose du noyau de fusion depuis la formation des chromosomes définitifs jusqu'à la télophase.

Fig. 1, 2. — Chromosomes définitifs (diacinèse).
Fig. 3-9. — Métaphase.
Fig. 10-29. — Anaphase.
Fig. 30. — Un pôle du fuseau à la fin de l'anaphase.
Fig. 31-35. — Télophase.

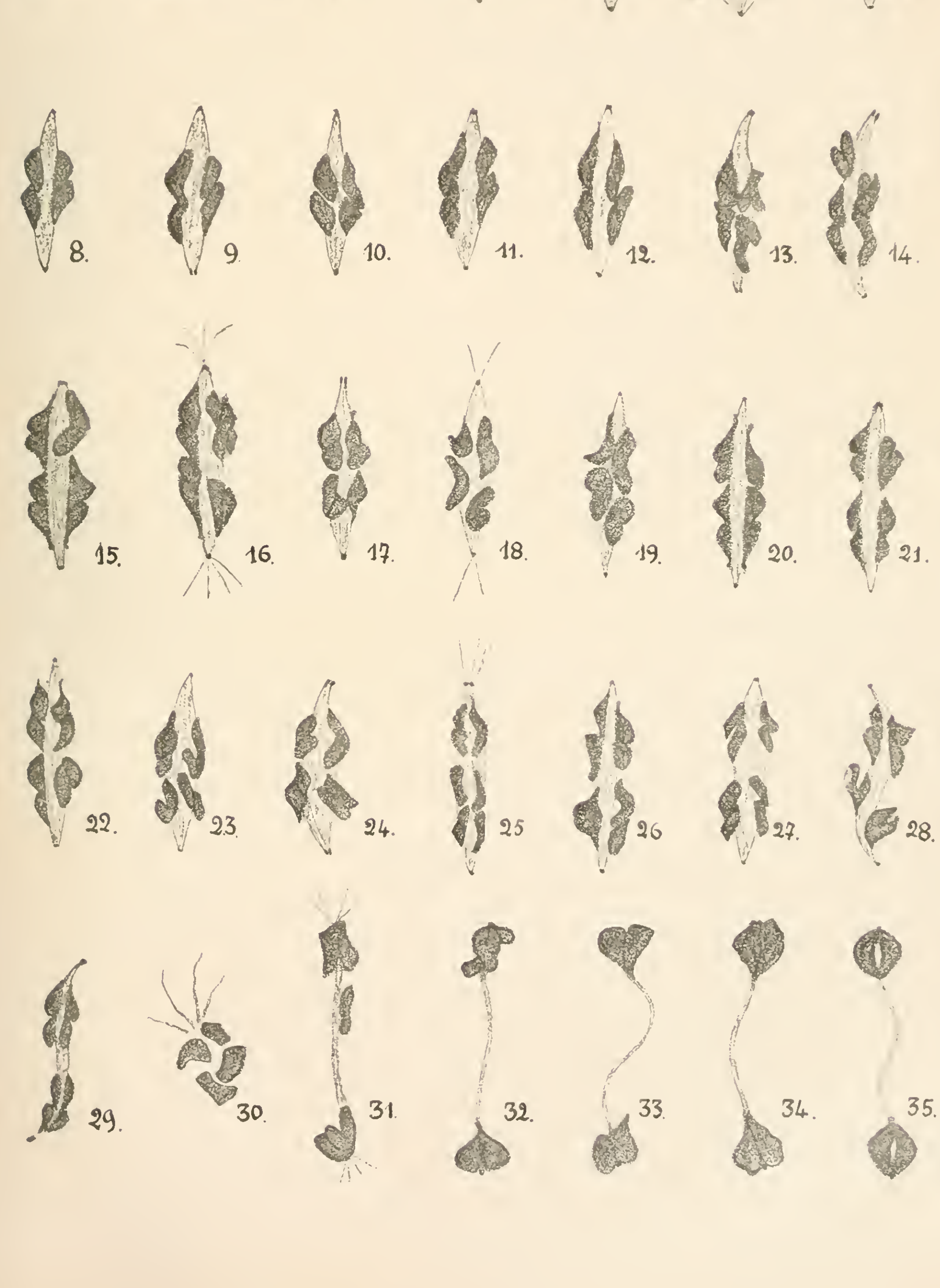

1.
2
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25
26
27.
28.
29.
30.
31.
32.
33.
34.
35.

PLANCHE XXVII

Coleosporium Senecionis (Pers.) Fries (gr. : 2400) (*Suite*).

Intercinèse et seconde cinèse du noyau de fusion.

Fig. 1, 2. — Achèvement de la télophase de la première mitose.
Fig. 3, 4. — Noyaux résultant de la première division.
Fig. 5, 6. — Transformation du réseau en spirème (commencement de la secon e division).
Fig. 7, 8. — Le spirème se place sur le fuseau.
Fig. 9-15. — Métaphase de la seconde division.
Fig. 16-19. — Anaphase.
Fig 20-22. – Télophase.

Coleosporium Melampyri (Rebent.) Klebahn (gr. : 3000).

Fig. 23-28. — Prophase de la première mitose depuis le réseau jusqu'au spirème épais.

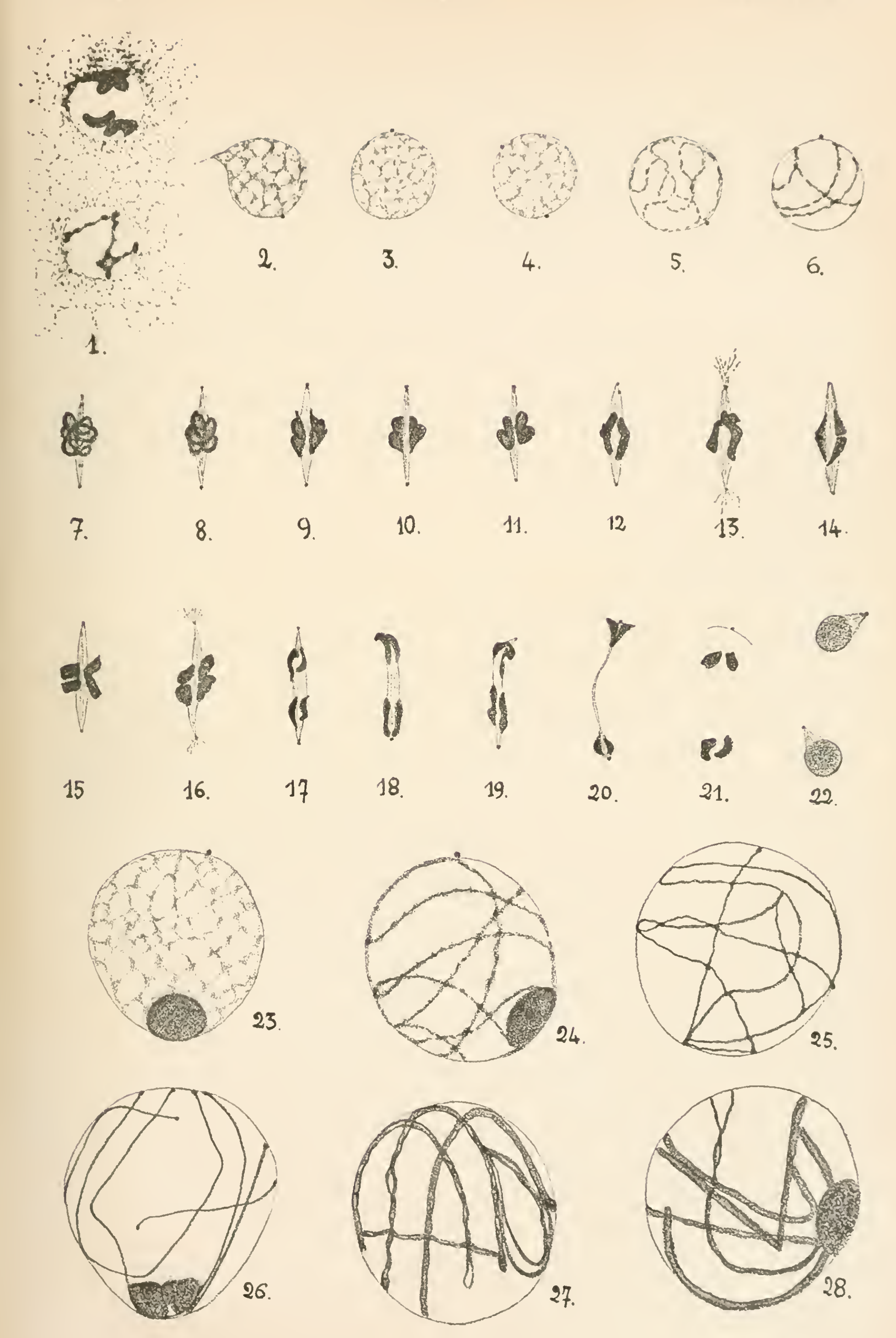

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12
13.
14.
15
16.
17
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
27.
28.

PLANCHE XXVIII

Coleosporium Sonchi (Pers.) Lév. (gr. : 3000).

Fig. 1-10. — Première mitose du noyau de fusion depuis le spirème épais jusqu'à la télophase.

Coleosporium Senecionis (Pers.) Fries.

Chondriome.

Fig. 11. — Mitochondries et chondriocontes dans le mycélium sous-écidien.

Fig. 12-14. — Chondriome des écidiospores (seconde forme écidienne) (gr. : 800).

Puccinia Malvacearum. Mont.

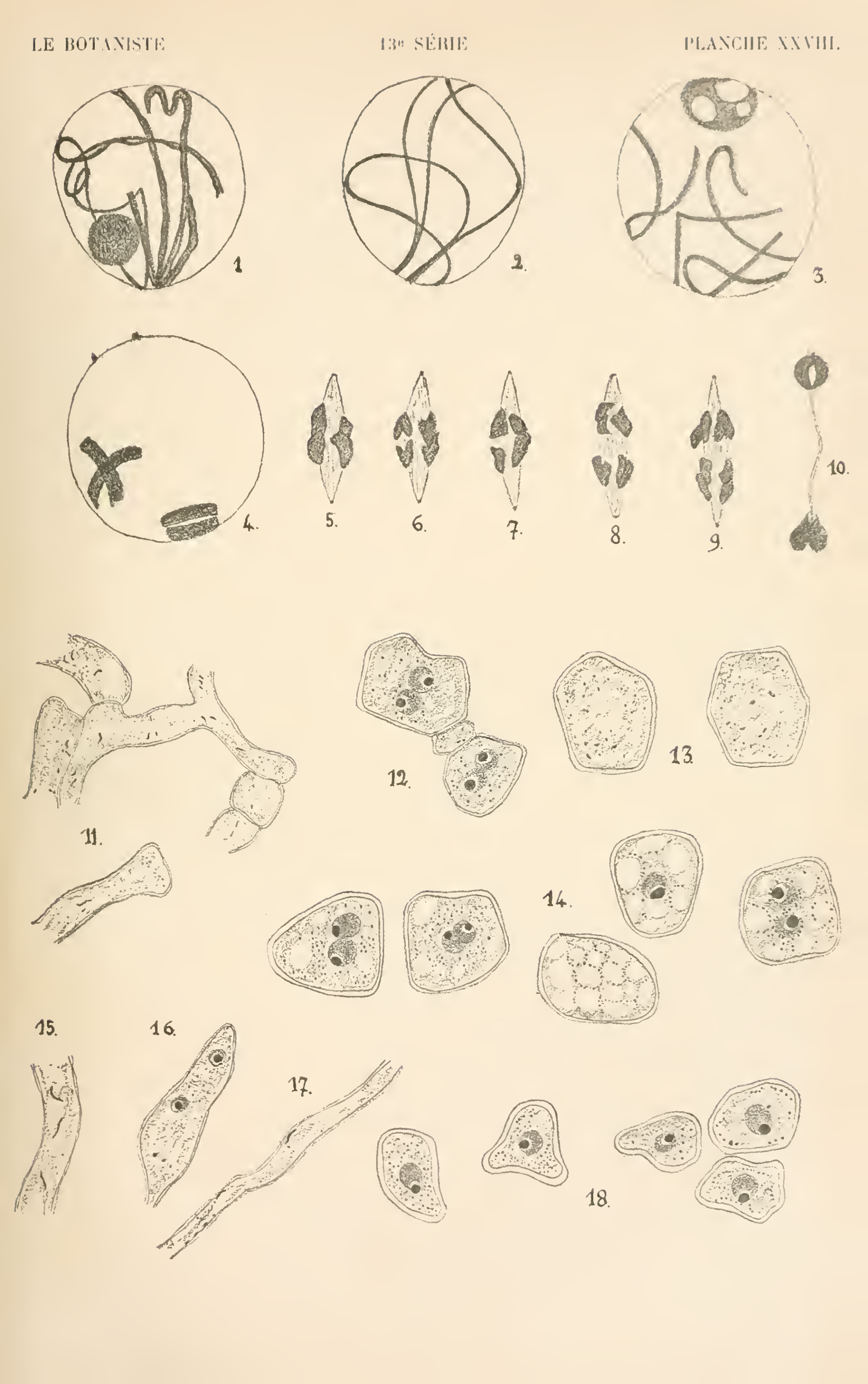
Chondriome.

Fig. 15. — Chondriome dans le mycélium au-dessous d'un téleutosore.

Fig. 16. — Chondriome dans une jeune téleutospore (gr. : 800).

Fig. 17. — Chondriome dans un pédicelle de téleutospore.

Fig 18. — Mitochondries dans des téleutospores âgées coupées transversalement (gr. : 800).


1
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.

